

EL ORIGEN Y DIVERSIFICACIÓN DEL CRECIMIENTO CAMBIAL ATÍPICO EN PLANTAS FÓSILES: PROCESOS DEL DESARROLLO INVOLUCRADOS

JOSEFINA BODNAR^{1,2} y ELIANA PAULA COTUREL^{1,3}

Summary: Origin and diversification of atypical cambial growth in fossil plants: developmental processes involved. We found a series of morphologies in the fossil record whose origin can only be inferred by means of ontogenetic studies. Therefore, comprehension of plant developmental processes and their resultant patterns are extremely important in Paleobotany. In this contribution, we exposed the relation between developmental processes and the different patterns observed in fossil plant secondary growth. Polished surfaces, *peels* and thin slides of silicified trunks belonging to Lycopsidea, Sphenopsida, Medullosales, Corystospermales and Cycadales, were studied. We identified a diversity of cambial patterns which can be clustered in two main groups: whirling pattern and cambial variants (e.g. unifacial, radial and tangential fragmentation of vascular elements, polyxyly, inverse orientation and medullary system). The appearance of whirling pattern was related to the origin of the Lygnophyta clade. The cambial variants characterize specific groups and have undergone a significant evolutionary diversification linked with developmental events.

Key words: *Evo-devo*, paleobotany, cambium, secondary vascular tissues.

Resumen: En el registro fósil encontramos una serie de morfologías, cuyo origen sólo puede ser inferido a partir de los estudios ontogenéticos. De este modo, la comprensión de los procesos del desarrollo en plantas y el patrón resultante es de suma importancia en Paleobotánica. En este trabajo, se presenta la relación que existe entre los procesos del desarrollo y los diversos patrones observados en el crecimiento secundario de las plantas fósiles. Se estudiaron superficies pulidas, *peels* y cortes petrográficos de troncos silicificados correspondientes a Lycopsidea, Sphenopsida, Medullosales, Corystospermales y Cycadales. Se identificaron una variedad de patrones cambiales, que pueden ser reunidos en dos grupos principales: patrón en espiral y variantes cambiales (e.g. unifacialidad, fragmentación radial y tangencial de elementos vasculares, polixilia, orientación inversa y sistema vascular medular). La aparición del patrón en espiral estuvo relacionada con el origen del clado de las Lygnophyta. Las variantes cambiales caracterizan grupos particulares, y han experimentado una diversificación evolutiva muy importante, vinculada con eventos del desarrollo.

Palabras clave: *Evo-devo*, paleobotánica, cámbium, tejidos vasculares secundarios.

INTRODUCCIÓN

La comprensión de los procesos fisiológicos y el patrón que generan en los diferentes estadios ontogenéticos de las plantas es de suma importancia para la Paleobotánica, dado que en el registro fósil encontramos preservada una serie de morfologías y

sólo a partir de los estudios actuales podemos inferir su origen. La importancia de este conocimiento radica en que estas mismas estructuras son utilizadas posteriormente para inferir la evolución de cada linaje: una mala interpretación de los caracteres que se observan provocaría, por ejemplo, errores en la elección y/o uso de datos para análisis filogenéticos.

Desde hace varias décadas ha cobrado impulso el estudio de las hormonas que regulan el crecimiento de los tejidos meristemáticos presentes en las plantas vasculares. Entre ellas, se sabe que las auxinas son clave para el desarrollo del cámbium y sus tejidos derivados. Estas fitohormonas poseen un transporte polar desde las hojas hasta los tallos, y cualquier disrupción en éste provoca un patrón característico en la estructura del leño. Más

¹ CONICET

² División Paleobotánica, Museo de La Plata, Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional de La Plata, Paseo del Bosque s/n, B1900FWA, La Plata, Argentina. jbodnar@fcnym.unlp.edu.ar

³ Sección Paleopalínología, Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia", Ángel Gallardo 470, C1405DJR, Buenos Aires, Argentina. elianacoturel@gmail.com

específicamente, la presencia de una rama o nudo causa una disrupción del flujo de auxinas, y genera un patrón en espiral característico. En este patrón el conjunto de traqueidas, elementos de vaso y radios leñosos se curva formando un remolino. Esta morfología ha sido reconocida en leños devónicos pertenecientes a los ancestros de las lignofitas (Rothwell & Lev-Yadun, 2005).

La verificación de la presencia de estos patrones es fundamental para poder establecer homologías en los procesos ontogenéticos entre las plantas actuales y fósiles: en el caso de este trabajo, en el desarrollo del cámbium vascular. Una vez establecidas estas homologías afirmamos nuestra base para estudiar cómo las alteraciones de los procesos ontogenéticos intervienen en la evolución biológica, modificando el marco de un estudio fisio-histológico a otro dentro de lo que se denomina Biología Evolutiva-del Desarrollo (*Evo-Devo*) (Bateman y DiMichele, 2002). Otro paso fundamental hacia la comprensión de la evolución de las plantas es una estimación detallada de su filogenia. El conocimiento de las relaciones filogenéticas es necesario para evaluar las hipótesis *evo-devo*, puesto que la decisión entre escenarios evolutivos opuestos depende de la ontogenia asumida como basal (Olson, 2007).

Un cambio *evo-devo* es “cualquier alteración genética expresada fenotípicamente que se produce en el ancestro, y que modifica profundamente la forma y/o el tamaño de cualquier estadio ontogenético en el descendiente” (Bateman, 1994). Estos cambios incluyen a la heterocronía (cambio en la tasa relativa o el ritmo del desarrollo) y la heterotopía (cambio en el patrón espacial de los procesos del desarrollo) (ambos términos, Haeckel, 1866). Existe una extensa bibliografía sobre la Biología *Evo-Devo* (Bodnar, en prensa) que se encuentra principalmente en idioma inglés.

La presencia de crecimiento secundario por medio del cámbium vascular caracteriza a Lygnophyta, Isoetales y Sphenopsida. Se acepta que el crecimiento secundario típico es aquel generado por un cámbium bifacial, único, centrífugo y uniforme. Los casos que se apartan de este modelo son considerados patrones atípicos. Dentro de estos últimos se reconocen a la unifacialidad, fragmentación radial y tangencial de elementos vasculares, polixilia, tejidos vasculares centrípetos y sistema vascular medular.

En este trabajo se da a conocer el hallazgo del patrón en espiral en el leño fósil de

Protojuniperoxylon ischigualastense Bonetti 1966 *emend.* Bodnar *et* Artabe 2007 (Coniferales), proveniente de la Formación Ischigualasto (Triásico Superior), en la Hoyada de Ischigualasto, provincia de San Juan. A su vez, se presenta y ajusta la terminología en castellano para los estudios *evo-devo*. Finalmente, se realiza una interpretación sobre el origen y diversificación de los patrones atípicos o variantes del cámbium vascular.

MATERIAL Y MÉTODO

Los materiales estudiados corresponden a troncos silicificados de diferentes procedencias geográficas y estratigráficas. El número de colección y el sitio donde se encuentran depositados están detallados en la Tabla 1. Para este análisis se examinaron, en total, 40 ejemplares.

Se estudiaron superficies pulidas, *peels* y cortes petrográficos, de los tres planos de corte utilizados en histología (transversal, longitudinal radial y longitudinal tangencial). Las superficies pulidas fueron observadas bajo lupa binocular Nikon, modelo SM6 y fotografiadas con cámaras digitales Canon Powershot S40 y Olympus FE-150. Las ilustraciones fueron efectuadas bajo cámara clara y mediante papel transparente sobre las fotografías. Los *peels* y cortes petrográficos fueron estudiados bajo lupa binocular Nikon, modelo SM6, con microscopios ópticos Leitz Wetzlar Ortholux y Microscopio Nikon Eclipse 50i, y fotografiados con sistema Leica DC 150 y cámaras digitales Canon Powershot S40 y Nikon DS-Fi1.

Para estudiar la evolución de los patrones cambiales en un marco filogenético, se realizó un análisis de las relaciones filogenéticas de las plantas vasculares, sobre la base de hipótesis previas (Kenrick & Crane, 1997; Nixon *et al.*, 1994; Rothwell & Nixon, 2006; Hilton & Bateman, 2006). Las matrices utilizadas en dichos trabajos fueron reevaluadas y modificadas para elaborar una matriz de 51 taxones y 182 caracteres (Tablas 2 y 3), que fue analizada con TNT 1.1 (Goloboff *et al.*, 2008) bajo el algoritmo de Wagner, aplicando TBR (100 réplicas, 10 árboles salvados por réplica) y calculando un árbol de consenso estricto. Además, se elaboró una hipótesis filogenética sobre las relaciones entre algunos integrantes de las *Corystospermaceae*, a partir de una matriz de 13 taxones y 27 caracteres (Tabla 4), la que fue analizada con TNT 1.1, bajo enumeración implícita.

Tabla 1. Material estudiado.

Grupo	Especie	Colección y Número	Procedencia
Isoetales	<i>Eligodendron branisae</i>	(1) LPPB 4231, LPPm 408-411	Pérmico, Bolivia
	<i>Lepidodendron sp.</i>	(2) 17, 18, 20, 21	Carbonífero, Gran Bretaña
	<i>Lepidophloios sp</i>	(2) s/n	Carbonífero, Gran Bretaña
	<i>Stigmaria ficoides</i>	(2) 30, 27	Carbonífero Inferior, Escocia
Equisetales	<i>Nododendron suberosum</i>	(1) LPPB 20767, 20768a y b, 20769	Triásico Superior, Argentina
	<i>Arthropitys comunis</i>	(2) 28	Carbonífero, Gran Bretaña
Sphenophyllales	<i>Sphenophyllum sp.</i>	(2) 32	Carbonífero Superior, EE. UU.
Medullosales	<i>Medullosa noei</i>	(2) 77	Carbonífero Superior, EE.UU.
Corystospermales	<i>Rhexoxylon piatnizkyi</i>	(2) s/n; Peels de Pb 3906 a-f (Hunterian Museum, University of Glasgow) (1) LPPB 7950, LPPm 1731	Triásico Superior, Argentina
	<i>Rhexoxylon brunoi</i>	(1) LPPB 12960-12974, LPPm 1556-1561	Triásico Superior, Argentina
	<i>Rhexoxylon brasiliense</i>	(3) CTES-PB 6985, 6484	Triásico Superior, Brasil
	<i>Rhexoxylon cortaderitaense</i>	(4) BAPb 5410, BAPbPm 5410, 505, 506, 507 (1) LPPB 13083 (3) CTES-PB 10178 (5) PBSJ 423	Triásico Medio-Superior, Argentina
	<i>Cuneumxylon spallettii</i>	(1) LPPB 12690, LPPm 1511-1517	Triásico Medio-Superior, Argentina
	<i>Neochamberlainia pteridospermoidea</i>	(1) LPPB 13163	Cretácico Superior, Argentina
Coniferales	<i>Protojuniperoxylon ischigualastense</i>	(1) LPPBpm 368	Triásico Superior, Argentina

Referencias: Colecciones: (1) División Científica de Paleobotánica, Museo de La Plata, UNLP; (2) Colección didáctica, Cátedra de Paleobotánica UNLP; (3) Colección Paleobotánica de la Facultad de Ciencias Exactas y Naturales y Agrimensura, UNNE; (4) Colección Nacional de Paleobotánica, Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia"; (5) Colección de Paleobotánica del Museo de Ciencias Naturales de San Juan.

RESULTADOS

Descripción de los ejemplares revisados

Se presenta la descripción de los siguientes tipos de crecimiento secundario: patrón en espiral, bifacialidad, unifacialidad, fragmentación radial y tangencial de elementos vasculares, polixilia, tejidos vasculares centrípetos y sistema vascular medular (ver Cuadro 1). Estos fueron observados en los ejemplares mencionados en la Tabla 1. En el caso de *Eligodendron branisae* Archangelsky *et al.* de la Sota 1966, se confirma la ausencia de tejido vascular secundario.

Patrón en espiral

El patrón en espiral ha sido reconocido en los ejemplares del leño de *Protojuniperoxylon ischigualastense* Bonetti 1966 *emend.* Bodnar *et al.* Artabe 2007 (LPPBpm 368). En vista longitudinal tangencial, se observó que una traza de 3,84 mm de alto y 1,08 mm de ancho máximo, y de contorno romboidal (Fig. 1.A). En su mayor parte está constituida por células parenquimáticas. Se pueden reconocer en la traza tres zonas: una externa, una media y una interna (Fig. 1.A). La zona externa es la que está inmediatamente a continuación del leño

Cuadro 1. Clasificación de los patrones cambiales atípicos de acuerdo a este trabajo.

Clasificación-Patrones cambiales:
A. Variaciones anatómicas locales: aparecen en zonas localizadas del tallo y se detectan en el leño a nivel celular.
1. Patrón en espiral: arreglos complicados de células retorcidas y girantes, dispuestas a menudo de manera impredecible.
B. Variantes cambiales: se detectan a nivel orgánico cambiando la anatomía general del tronco. Caracterizan a grupos taxonómicos particulares.
1. Bifacial, cambium que conforma un único anillo completo el cual genera floema y xilema secundarios, provocando el aumento en espesor del tallo hacia la corteza.
2. Unifacial, cámbium cilíndrico que produce xilema internamente.
3. Actividad diferencial, cámbium (en general, el interfascicular) que forma un tejido de relleno y/o sostén, conocido como parenquimatoso.
4. Cámbiums sucesivos, presencia de varios ciclos de xilema y floema secundarios.
5. Actividad remanente, reactivación de células parenquimáticas entre xilema secundario centrífugo y centrípeto.
6. Orientación inversa, cámbium que produce floema internamente y xilema externamente.

caulinar, y está formada por traqueidas axiales y radios de contorno sinuoso (Fig. 1.B, 1.C). Muchos radios se bifurcan o fusionan (Fig. 1.B). Entre las traqueidas, hay dos tipos: traqueidas cortas (de 0,19 a 0,33 mm de longitud) y traqueidas largas (cuya longitud no pudo medirse). Las traqueidas muestran un recorrido sinuoso, en algunos casos las traqueidas cortas se pliegan sobre los radios (Fig. 1.B, 1.C). En otros casos las traqueidas largas muestran una disminución abrupta de su diámetro radial (Fig. 1.B). En la zona media de la traza no se diferencian radios y traqueidas axiales, sino que todas las células están dispuestas de manera radial (Fig. 1.D, 1.E, 1.F). Entre estas células, la gran mayoría son células parenquimáticas radiales de diversos diámetros. Algunas son isodiamétricas y otras son rectangulares y comprimidas. En muchos casos, éstas presentan su pared primaria desprendida (Fig. 1.G). Las traqueidas radiales están presentes de manera escasa y aislada (Fig. 1.D, 1.E, 1.F). Se pueden reconocer por sus paredes gruesas y las punteaduras areoladas en sus paredes terminales (Fig. 1.D, 1.E, 1.F). La zona interna presenta casi exclusivamente células parenquimáticas radiales pequeñas, isodiamétricas y algunas con contenidos oscuros probablemente resinosos (Fig. 1.H).

Bifacialidad

Se ha podido estudiar este carácter en dos

representantes del grupo de las Sphenopsida: *Sphenophyllum* sp. (Familia Sphenophyllaceae, Orden Sphenophyllales) y *Nododendron suberosum* Artabe *et* Zamuner 1991 (Familia Apocalamitaceae, Orden Equisetales).

Sphenophyllum presenta una estela protostélica, un xilema secundario de gran desarrollo que se diferencia en dos tipos (uno cuyas traqueidas son de mayor calibre y otro cuyas traqueidas son de menor calibre) y un floema secundario de poco espesor, cuyo detalle celular no se ha podido observar en los materiales analizados (Fig. 2.A). Al parecer estaría conformado por fibras floemáticas que han colapsado durante la diágenesis (Fig. 2.B).

Nododendron suberosum Artabe *et* Zamuner 1991, tiene un desarrollo uniforme de xilema y floema secundarios, cómo se puede observar en la Fig. 2.C y 2.D.

Unifacialidad

Esta rasgo fue reconocido en los ejemplares de *Lepidodendron* sp., *Lepidophloios* sp. y *Stigmaria ficoides* (Sternberg) Brongniart 1822 (Familia Lepidodendraceae, Orden Lepidodendrales, Clase Lycopsida), y *Arthropitys comunis* (Binney) Renault 1876 (Familia Calamitaceae, Orden Equisetales, Clase Sphenopsida).

Los ejemplares observados de *Lepidodendron*

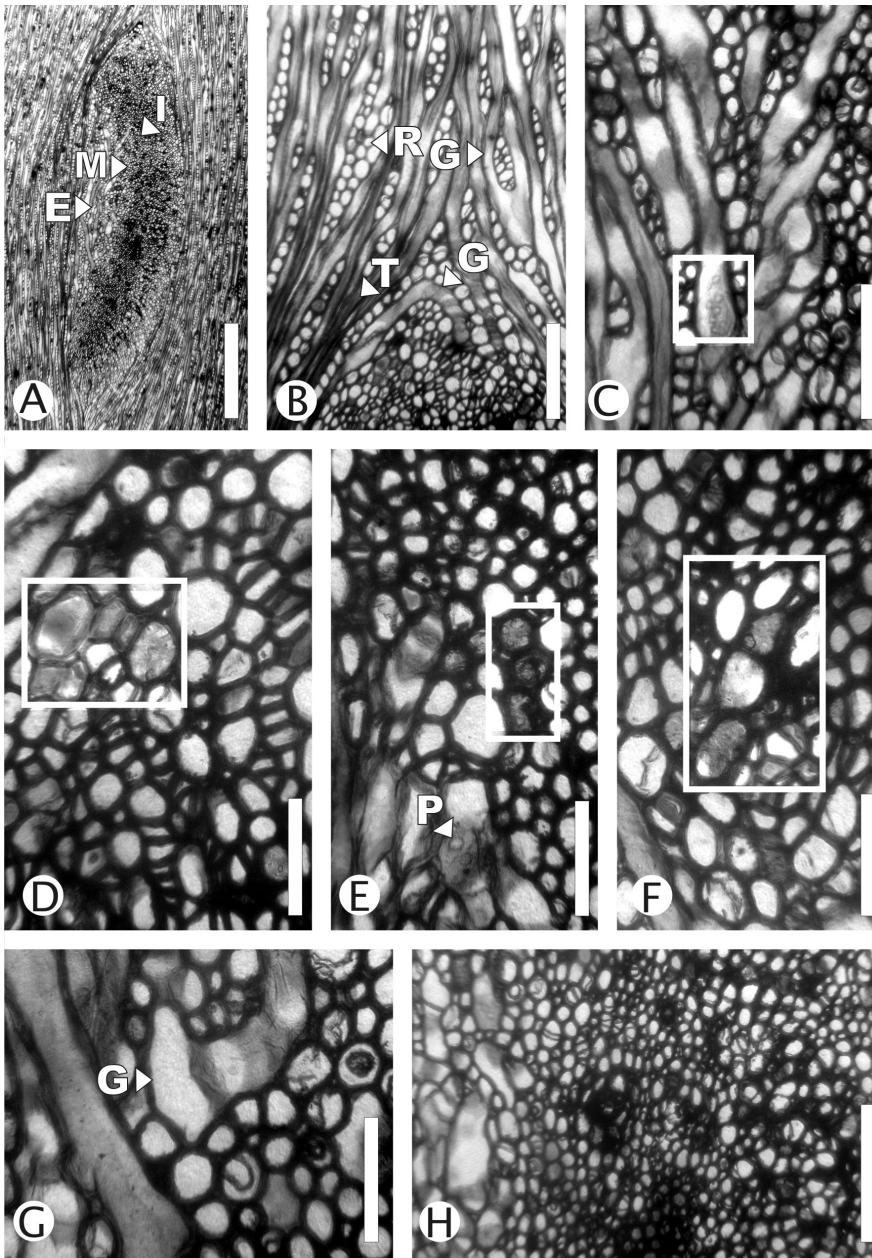


Fig. 1. *Protojuniperoxylon ischigualastense*. (Corte Tangencial). **A:** Vista general de la traza, mostrando la zona externa (E), media (M) e interna (I). Escala: 1 mm. **B:** Radios bifurcados (R), una traqueida girante (G) y traqueidas de lumen reducido (T). Escala: 200 μ m. **C:** Torsión de una traqueida. El recuadro señala las punteaduras radiales que como consecuencia de la torsión se pueden observar en el plano tangencial. Escala: 150 μ m. **D:** Traqueidas radiales de la zona media de la traza, se observan las punteaduras de las paredes terminales de las traqueidas. Escala: 60 μ m. **E:** Traqueidas radiales de la zona media (recuadro) y traqueida girante de la zona externa, con detalle de las punteaduras de la pared radial (P). Escala: 120 μ m. **F:** Traqueidas radiales de la zona media, mostrando las punteaduras de las paredes terminales. Escala: 100 μ m. **G:** Traqueida girante, y desprendimiento de la pared primaria de una célula parenquimática de la zona media. Escala: 100 μ m. **H:** Detalle de la zona interna de la traza. Escala: 200 μ m.

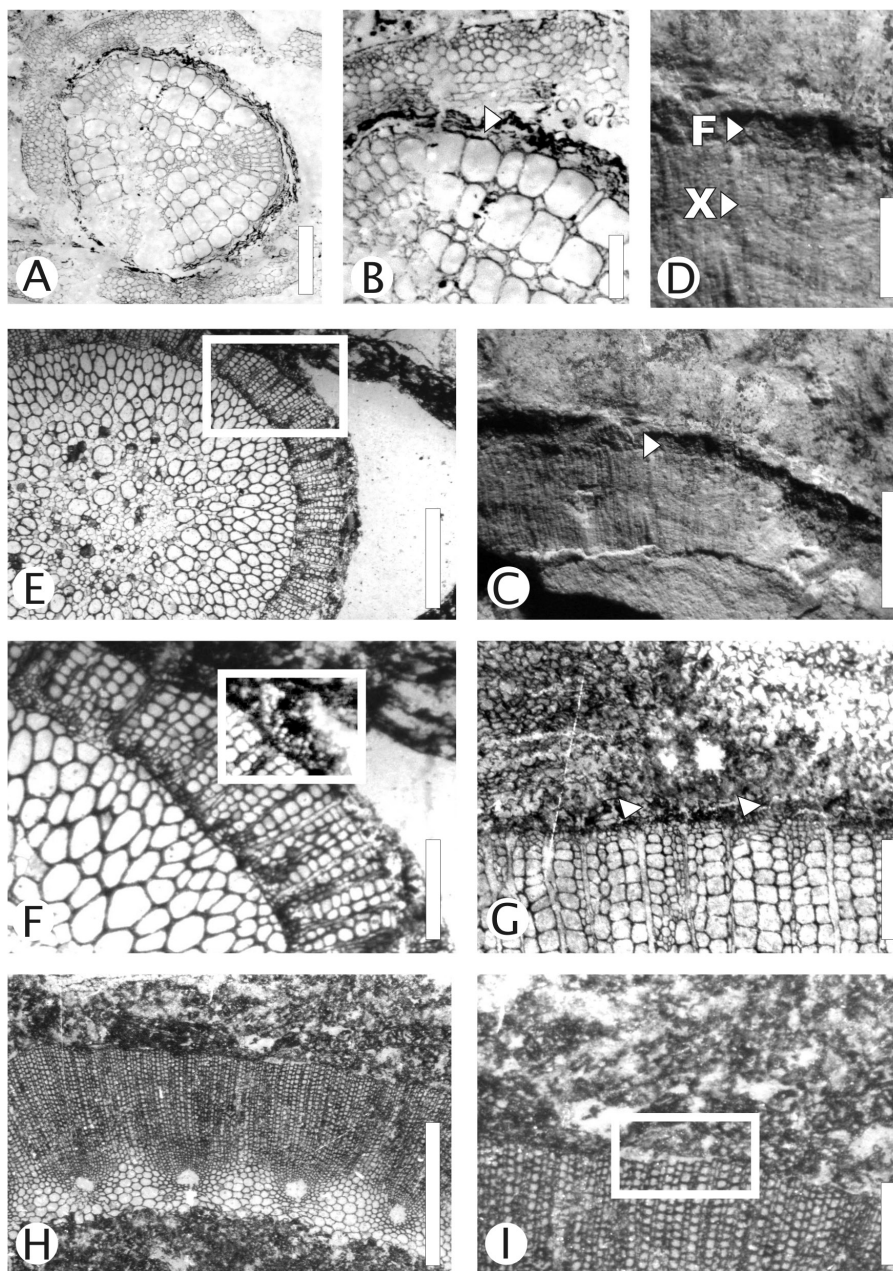


Fig. 2. *Sphenophyllum* sp. (Corte Transversal). **A:** Vista general del tallo. Escala: 500 µm. **B:** Detalle de A, la flecha señala la capa de floema secundario entre el xilema secundario y la corteza. Escala: 250 µm. *Nododendron suberosum* (Impresión-Compresión del diafragma nodal). **C:** Vista del cilindro vascular secundario. Escala: 5 mm. **D:** Detalle de C, mostrando la presencia de floema secundario (F, capa más oscura) y xilema secundario (X). Escala: 2,5 mm. *Lepidodendron* sp. (Corte Transversal). **E:** Vista del cilindro vascular. Escala: 500 µm. **F:** Detalle de E, el recuadro indica la zona de tejido interpretado como parénquima secundario. Escala: 250 µm. **G:** Detalle de E, mostrando la presencia de parénquima de origen cortical en la posición que debería ocupar el floema secundario entre xilema y corteza. Escala: 125 µm. *Arthropityx comunnis* (Corte Transversal). **H:** Cilindro vascular secundario. Escala: 1 mm. **I:** Detalle de H, mostrando la ausencia de floema secundario entre xilema y corteza. Escala: 250 µm.

sp. (Fig. 2.E) presentan una estela sifonostélica, con médula mixta, y un xilema secundario de escaso desarrollo (hileras de hasta 12 traqueidas de espesor). Cada 1, 2 o 3 hileras se observa el desarrollo de un radio parenquimático (Fig. 2.F). En posición externa al xilema aparece un tejido mal preservado, con células de sección transversal redondeada y de paredes gruesas (Fig. 2.F). Este tipo de tejido ha sido considerado parénquima secundario derivado de actividad meristemática cortical (Lemoigne, 1966; Eggert & Kanemoto, 1977). Las células de esta zona son isodiamétricas y no presentan ninguna evidencia de haber sido generadas por un cámbium (Eggert & Kanemoto, 1977), por lo que se verifica la ausencia total de floema secundario.

En *Lepidophloios* sp., se advierte un mayor desarrollo del xilema secundario respecto de *Lepidodendron* sp. En la posición más externa el xilema es de menor calibre y pueden encontrarse anillos colapsados de traqueidas. En posición externa al xilema se ha preservado un tejido que posee células de pared contorneada, de lumen más pequeño que aquel de las traqueidas del xilema secundario (Fig. 2.G). Estas células se disponen en radios irregulares. Tampoco en este caso se reconocen células típicas del floema secundario.

Stigmaria ficoides posee un xilema secundario bien desarrollado, pero no se observa la porción extraxilemática.

En el caso de *Arthropitys comunis*, el xilema secundario se halla bien fragmentado radialmente por la presencia de amplios parenquimáticos. Nuevamente, no se observa un tejido diferenciado asignable al floema secundario (Fig. 2.H, 2.I).

Fragmentación radial de elementos vasculares

Los ejes de *Arthropitys* (Equisetales), *Medullosa* (Medullosales), y *Rhexoxylon*, *Tranquiloxyton* y *Cuneumxylon* (Corystospermales) tienen un cilindro vascular secundario disecto radialmente.

El xilema secundario en *Arthropitys comunis* está segmentado en sectores separados por radios parenquimáticos secundarios de espesor importante. Estos radios están constituidos exclusivamente por células parenquimáticas (Fig. 3.A).

Los tallos de *Medullosa noei* Steidtmann 1937, presentan varios segmentos vasculares, cada uno de ellos formado por un simpodio de xilema primario con dos polos protoxilemáticos, rodeado de xilema y floema secundarios (Fig. 3.B). Estos segmentos

vasculares se encuentran inmersos en tejido parenquimatoso que se continúa entre la médula y la corteza.

Los troncos de *Rhexoxylon cortaderitaense* (Menéndez) Bodnar 2008, *R. pianitzkyi* Archangelsky et Brett 1961 emend. Brett 1968, *R. brasiliense* Herbst et Lutz 1988, *R. bruno*i Artabe, Brea et Zamuner 1999, *Tranquiloxyton petriellai* Herbst et Lutz 1995 y *Cuneumxylon spalletti* Artabe et Brea 2003 muestran el cilindro vascular secundario fragmentado en cuñas por radios parenquimatosos de 0,2 a 2,5 cm de ancho en las especies del género *Rhexoxylon*, y de 0,003 a 0,36 cm de ancho en los otros dos géneros. Probablemente esta diferencia se deba a que en *Rhexoxylon*, al menos, los radios parenquimatosos crecen en espesor independientemente de la circunferencia del eje (Fig. 3.C).

Los radios parenquimatosos son radios secundarios constituidos por células parenquimáticas isodiamétricas, idioblastos y nidos escleróticos (=grupos de esclereidas) (Fig. 3.D).

Fragmentación tangencial de elementos vasculares

En *Rhexoxylon*, los tejidos vasculares centripetos (ver más adelante) están separados de los centrifugos por un tejido parenquimatoso que ha recibido la denominación de parénquima de dilatación (Fig. 3.E, 3.F). Está constituido por células semejantes a las de los radios parenquimatosos (células parenquimáticas, nidos escleróticos e idioblastos).

Polixilia

El cilindro vascular secundario de *Rhexoxylon*, *Tranquiloxyton* y *Cuneumxylon* (Corystospermales), y *Neochamberlainia* (Cycadales) muestra más de un ciclo de xilema y floema. Estos ciclos de xilema y floema secundarios pueden formar anillos o estar interrumpidos y conformar arcos aislados discordantes o concordantes.

Rhexoxylon cortaderitaense, *R. pianitzkyi*, *R. brasiliense* y *R. bruno*i presentan en sus cuñas de tejidos vasculares secundarios ciclos adicionales de floema aislados de manera poco frecuente (Fig. 4.C). En *Tranquiloxyton petriellai* estos ciclos son también interrumpidos lateralmente pero mucho más frecuentes (Fig. 4.B). Por otro lado, en *Cuneumxylon spalletti* hay al menos tres ciclos sucesivos de floema y xilema secundarios que conforman verdaderos anillos concéntricos.

Neochamberlainia pteridospermoidea (Artabe,

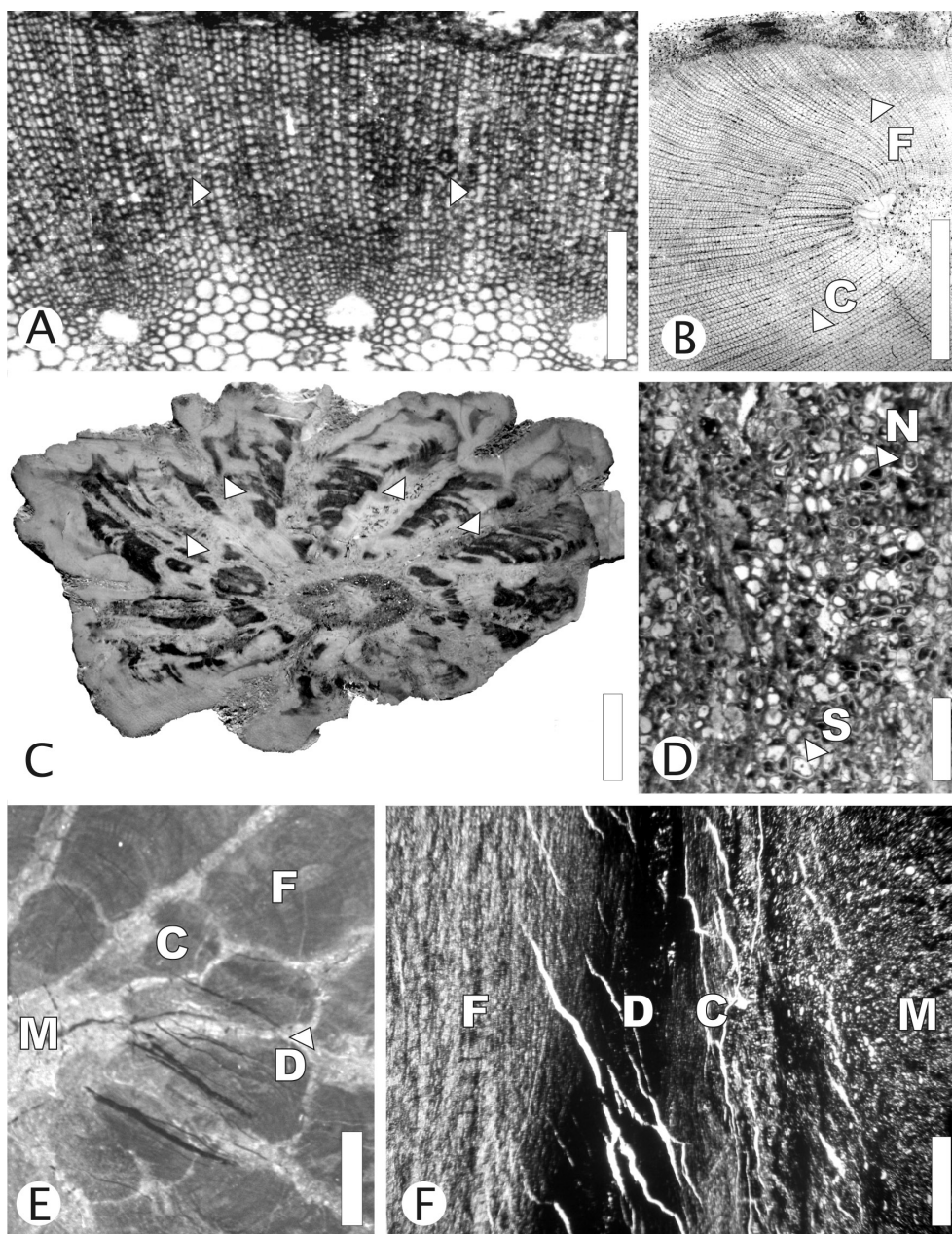


Fig. 3. *Arthropityx comunnis* (Corte Transversal). **A:** Detalle del cilindro vascular secundario, fragmentado por radios parenquimáticos. Escala: 500 μ m. *Medullosa noei* (Corte Transversal). **B:** Vista de un segmento vascular secundario, consituido por xilema centrifugo (F) y centripeto (C). Escala: 5 mm. *Rhexoxylon cortaderitaense* (Superficie transversal pulida). **C:** Vista general del tallo, donde se observan la fragmentación del cilindro vascular por la presencia de radios parenquimatosos. Escala: 2 cm. **E:** Detalle de la región medular del tallo, mostrando la médula (M), los tejidos vasculares secundarios centripetos (C), parénquima de dilatación (D) y tejidos vasculares centrifugos (F). Escala: 1 cm. *R. pianitzkyi* (Corte Radial). **D:** Detalle de las células que componen los radios parenquimatosos: nidos escleróticos (N) y cavidades secretoras (S). Escala: 250 μ m. *R. cortaderitaense* (Corte Radial). **F:** Vista del parénquima de dilatación (D) que separa el xilema centripeto (C) del centrifugo (F). También se observa la médula (M). Escala: 1 mm.

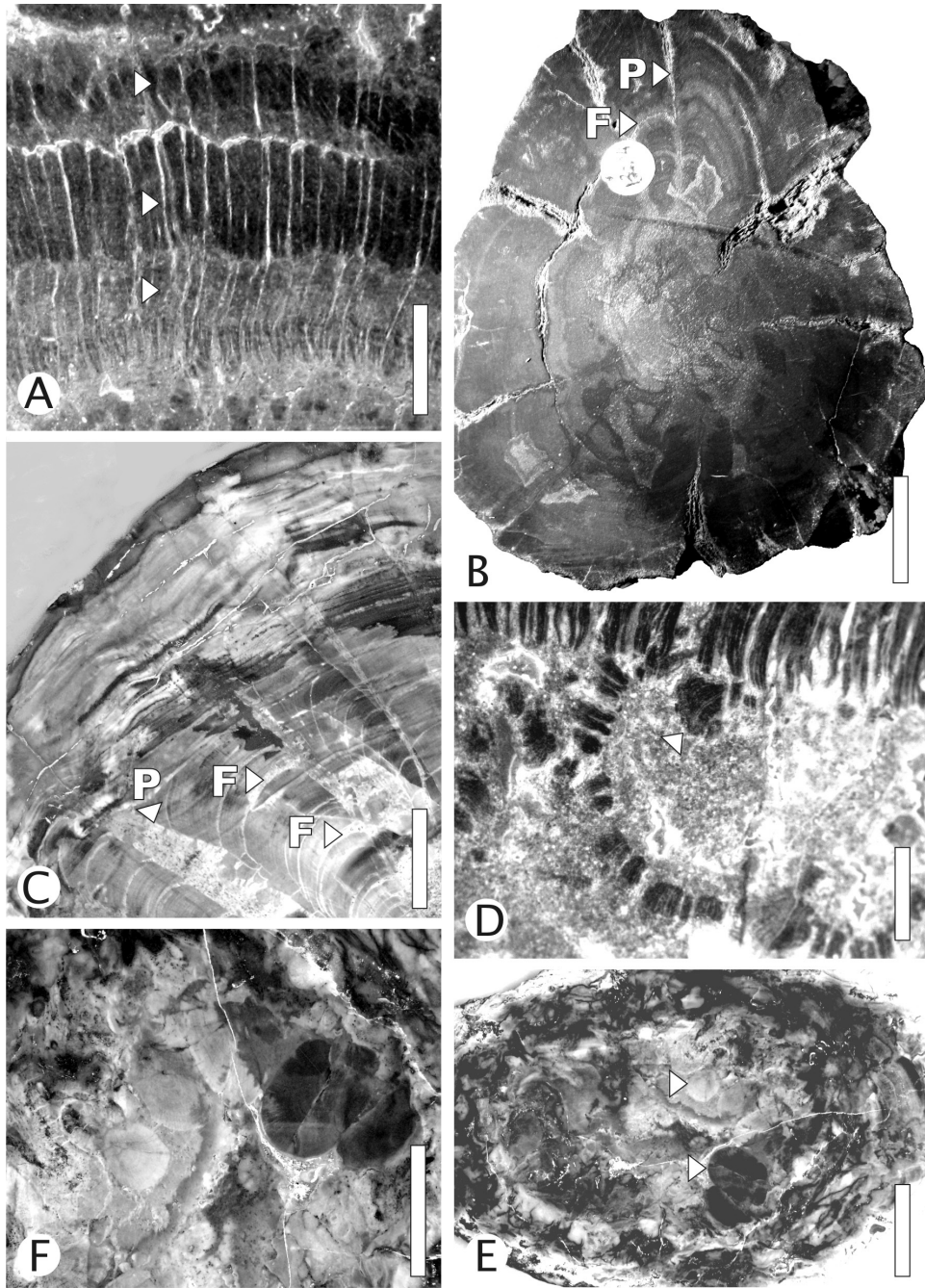


Fig. 4. *Neochamberlainia pteridospermoidea* (Superficie transversal pulida). **A:** Cilindro vascular secundario, formado por tres ciclos de xilema y floema. Escala: 1 cm. **D:** Detalle del xilema secundario centripeto. Escala: 2 mm *Tranquiloxyton petriellai* (Superficie transversal pulida). **B:** Vista general del cilindro vascular secundario, fragmentado por radios parenquimatosos (P), donde se observan arcos discontinuos de floema incluido (F). Escala: 2 cm. *Rhexoxylon brasilense* (Superficie transversal pulida). **C:** Detalle de una cuña de tejido vascular secundario, mostrando varios ciclos consecutivos de xilema y floema (F), y la fragmentación por radios parenquimatosos (P). Escala: 4 cm. **F:** Sistema vascular medular. Escala: 2 cm. **E:** Detalle de F. Escala: 2 cm.

Zamuner *et* Stevenson) Artabe, Zamuner *et* Stevenson 2010, por otra parte, presenta tres bandas concéntricas de floema y xilema secundarios, entre cada una de las cuales hay una zona parenquimática (Fig. 4.A). En este caso, estos anillos de tejidos vasculares son continuos, a diferencia de los presentes en *Cuneumxylon spalletti* que tienen una interrupción por la presencia de radios parenquimatosos.

Tejidos vasculares centrípetos

Los troncos de *Medullosa* (Medullosales), *Rhexoxylon* (Corytospermales) y *Neochamberlainia* (Cycadales) además de los tejidos vasculares secundarios centrífugos, presentan tejidos vasculares secundarios centrípetos que han crecido hacia la médula. Esta característica también ha sido llamada polixilia centripeta (Artabe *et al.*, 2005).

En *Medullosa noei* el xilema secundario rodea completamente cada segmento de xilema primario, desarrollando una porción centrífuga y una porción centripeta (Fig. 3.B). El cilindro vascular secundario en las especies analizadas de *Rhexoxylon* presenta un sector centrífugo de mucho mayor desarrollo y un sector centripeto mucho más reducido, pero que no rodean completamente a los simpodios de xilema primario, dejando libre la región lateral de los polos de protoxilema (Fig. 3.E).

En *Neochamberlainia* el xilema centripeto se encuentra en arcos aislados y de poco espesor (Fig. 4.D).

Sistema vascular medular

También en *Rhexoxylon* se puede observar la presencia de dos sistemas vasculares secundarios independientes: el sistema vascular cilíndrico, conformado por grandes cuñas de xilema y floema centrífugos, y el sistema vascular medular, constituido por haces perimedulares dobles, cada uno con una porción centripeta y una porción centrífuga (Fig. 4.E, 4.F).

Procesos ontogenéticos. Clasificación de los patrones cambiales

Los patrones cambiales estudiados pueden ser reunidos en dos grupos principales: variaciones anatómicas locales, las que aparecen en zonas localizadas del tallo y se detectan en el leño a nivel celular; y por otro lado, las variantes cambiales, observándose a lo largo de gran parte de los ejes, se detectan a nivel orgánico cambiando la

anatomía general del tronco y caracterizan a grupos taxonómicos particulares (Cuadro 1).

Variaciones anatómicas locales del cámbium

Dentro de este grupo se incluye al patrón en espiral presente en las trazas rameales de géneros actuales y fósiles, pudiéndose determinar los cambios morfológicos que ocurren en las células del xilema secundario.

El patrón en espiral comprende cambios continuos en el arreglo de las traqueidas en capas sucesivas del leño, lo que indica que cambios análogos han ocurrido en el cámbium. Las variaciones en la orientación celular en las áreas espiraladas ocurren con una gran rapidez, por esta razón es difícil establecer patrones dominantes (Larson, 1994). Los trabajos de Sachs & Cohen (1982), Sachs (1984), Hejnowicz & Kurczynska (1987), Lev-Yadun & Aloni (1990), Kurczynska & Hejnowicz (1991) y Larson (1994) sugieren que el patrón en espiral se desarrolla en las zonas de bifurcación de dos o más ramas, en zonas de ramificación y en regiones donde se perturbe el desarrollo normal del cámbium (heridas).

Se sabe que la diferenciación vascular estaría regulada por el flujo polar de las auxinas, que transcurre desde las hojas o desde una fuente localizada hacia las raíces. En el desarrollo del patrón en espiral, el bloqueo del transporte polar de las auxinas causaría divergencia y hasta una total inversión de la polaridad de las señales, alterando la diferenciación de los vasos (Larson, 1994) (Fig. 5).

Las traqueidas y vasos que se desarrollan en una zona alterada se presentan en disposición circular ("vasos circulares"); y suelen ser cortos, lo cual indicaría una mayor frecuencia de divisiones anticlinales en la región específica del cámbium en la que se originan. La disposición circular se explica por el recorrido circular del flujo que promueve la diferenciación de estos vasos. El patrón en espiral se incrementa continuamente con el aumento de la circunferencia del tallo. Los estudios realizados sobre leños tumorosos han conducido a la conclusión de que el mecanismo productor de este patrón sería resultado del crecimiento intrusivo propio de las traqueidas. Las células aparecen reorientadas respecto de la condición normal, sea en un patrón espiral o bifurcado. Las bifurcaciones se generan en los ápices de las iniciales fusiformes cuando el crecimiento de la

Tabla 2. Lista de caracteres utilizados para el análisis filogenético de las plantas vasculares. Tomados y modificados de Stevenson (1990), Kenrick & Crane (1997), Hilton & Bateman (2006) y Rothwell & Nixon (2006).

Caracteres/ Estados	0	1	2	3	4
1. Tipo de ramificación	Isótoma	Pseudomonopodial	Monopodial		
2. Patrón de ramificación	Ausente	Planar	Helicoidal		
3. Recurvación de los ápices de las ramas	Ausente	Presente			
4. Meristema apical	Sin túnica	Con túnica			
5. Crecimiento circinado	Ausente	Presente			
6. Crecimiento bipolar	Ausente	Presente			
7. Tipo de crecimiento bipolar	Básico	Modificado			
8. Meristema intercalar en el eje	Ausente	Presente			
9. Raíz	Primaria	Adventicia			
10. Rizomorfo	Ausente	Presente			
11. Raíces coraloides	Ausentes	Presentes			
12. Raíces diarcas	Ausentes	Presentes			
13. Salida de la traza rameal	Tangencial	Radial			
14. Protoxilema de la traza foliar	Mesarco	Endarco			
15. Trazas girantes	Ausentes	Presentes			
16. Apéndices verticilados	Ausentes	Presentes			
17. Tipos de verticilos	Con numerosas hojas	Trímero			
18. Forma del cilindro vascular	Cilíndrica	Elíptica	Estrellada	Lobulada	
19. Protoxilema	Centrarco	Exarco	Mesarco		
20. Traqueidas	Ausentes	Presentes			
21. Pared de la traqueida resistente a la degradación	Ausente	Presente			
22. Pequeñas punteaduras entre los engrosamientos de las paredes de las traqueidas	Ausentes	Presente			
23. Engrosamientos de las traqueidas	Ausentes	Tipo S	Tipo G	Tipo P	
24. Punteado de las traqueidas del metaxilema	Ausente	Presente			
25. Metaxilema	Con punteado escalariforme	Sin punteado escalariforme			
26. Vasos foraminados	Ausentes	Presentes			
27. Vasos escalariformes	Ausentes	Presentes			
28. Células acompañantes en el floema	Ausentes	Presentes			
29. Inclusiones en tubos cribosos	Almidón	Tipo PI	Tipo PII		
30. Reacción de Mäule en la lignina	Ausente	Presente			
31. Tipo estelar	Sin médula	Con médula			
32. División del protoxilema estelar	Indiviso	Dividido			
33. Protoxilema mesarco reducido a los polos	Ausente	Presente			
34. Protoxilema mesarco radiado	Ausente	Presente			
35. Eustela	Ausente	Presente			
36. Xilema primario en una eustela	Mesarco	Endarco			
37. Artrostela	Ausente	Presente			
38. Estela con lagunas foliares	Ausente	Presente			
39. Estela suspendida	Ausente	Presente			
40. Canales protoxilemáticos	Ausentes	Presentes			
41. Apéndices multicelulares derivados de una enación	Ausentes	Presentes			
42. Verdaderos microfilos	Ausentes	Presentes			
43. Microfilos complejos	Ausentes	Presentes			
44. Filotaxis		Helicoidal	Dística	Opuesta o verticilada	
45. Apéndices laterales derivados de telomas	Ausentes	Presentes			
46. Filóforo	Ausente	Holofilóforo	Heterofilóforo	Afilóforo	
47. Rizoperiférico	Ausente	Presente			
48. Traza peciolar en C	Ausentes	Presentes			
49. Traza peciolar de hojas pinnadas o derivadas de la coalescencia de hojas pinnadas	Varias trazas formando una U, V o W	Varias trazas desordenadas	Trazas formando una omega invertida		
50. Traza peciolar en hojas simples	Simple	Doble	Múltiple		
51. Eufilos	Ausentes	Presentes			
52. Pteridofilos	Ausentes	Presentes			
53. Pteridofilos uninervios	Ausentes	Presentes			
54. Vernación	Circinada	No circinada			

Caracteres/ Estados	0	1	2	3	4
55. Tipo de hojas	Pinnaticompuesta	Simple con venas pinnadas, o disecta en segmentos con venas paralelas	Linear a dicotóma con dos a más venas	Palmada	Linear con una sola vena
56. Vascularización de la hoja (=anatomía nodal)	Una traza	Dos o más trazas			
57. Raquis	Bifurcado	Simple			
58. Estípulas	Ausentes	Presentes			
59. Venación de la lámina	Abierta	Reticulada			
60. Ordenes de venación	Uno	Más de uno			
61. Tipo de venación (sólo para hoja plurinervadas)		Pinnada	Paralelinervada	Palmatinervada	
62. Esclereidas foliares		Ausentes	Presentes		
63. Origen de los estomas	Haplocélico	Sindetocélico			
64. Polos de las células oclusivas	Elevados	En el mismo nivel que la apertura			
65. Engrosamientos amariposados en los estomas	Ausentes	Presentes			
66. Células epidérmicas festoneadas	Ausentes	Presentes			
67. Papilas obturantes en estomas	Ausentes	Presentes			
68. Crecimiento secundario	Ausente	Presente			
69. Cámbium bifacial		Ausente	Presente		
70. Cámbium unifacial		Ausente	Presente		
71. Actividad diferencial del cámbium	Ausente	Presente			
72. Actividad remanente del cámbium	Ausente	Presente			
73. Orientación inversa del cámbium	Ausente	Presente			
74. Polixilia		Ausente	Presente		
75. Sistema medular	Ausente	Presente			
76. Patrón en espiral	Ausente	Presente			
77. Hábito	Leñosos	Semiherbáceo			
78. Braquiblastos	Ausente	Presente			
79. Punteado del xilema secundario	Areolado	Al menos parcialmente escalariforme			
80. Punteaduras areoladas en bandas	Ausente	Presente			
81. Engrosamientos terciarios de las traqueadas	Ausente	Presente			
82. Torus	Ausente	Presente			
83. Radios	Multiseriados	Uniseriados			
84. Esteroma	Ausente	Presente			
85. Corteza tipo dyctyoxylon o sparganum	Ausente	Presente			
86. Estructuras secretoras	Ausentes	Células aisladas	Cavidades	Canales	Células oleosas
87. Nidos escleróticos	Ausentes	Presentes			
88. Ramento	Ausente o escamoso	Piloso			
89. Mucílago	Ausente	Presente			
90. Cycasina	Ausente	Presente			
91. Ciclo de vida	Isospórico	Heterospórico			
92. Esporogiontaxis	Ausente	En hileras	Helicoidal		
93. Disposición de los esporangios	Terminal	Lateral			
94. Abcisión de los esporangios	Ausente	Presente			
95. Forma de los esporangios	Fusiforme	Reniforme	Esférico o elíptico		
96. Simetría de los esporangios	Radial	Bilateral			
97. Dehiscencia de los esporangios	Apical	Isovalvar	A lo largo de una línea		
98. Línea de dehiscencia engrosada	Ausente	Presente			
99. Vascularización de los esporangios	Ausente	Presente			
100. Pedicelo en los esporangios	Presente	Ausente			
101. Modo de inserción de los pedicelos	Abaxial	Perpendicular	Oblicuo		
102. Leptosporangios	Ausente	Presente			
103. Lígula	Ausente	Presente			
104. Ornamentación de la microspora	No foveolada-fosulada	Foveolada-fosulada			

Caracteres/ Estados	0	1	2	3	4
105. Elaterios	Ausente	Presente			
106. Esporangióforos	Ausentes	Presentes			
107. Sinangios de esporangios isosporicos	Ausentes	Presentes			
108. Esporofilos	Ausentes	Presentes			
109. Forma de los microsporofilos	Pinnada o aplanada	Simple, escamosa	Simple con dos pares de microsporangios longitudinales		
110. Disposición de los microsporofilos	Helicoidal	Verticilada u opuesta			
111. Cono con sacos polínicos simples	Ausente	Presente			
112. Fusión de los microsporofilos	Libres	Fusionados basalmente			
113. Estambres	Ausente	Presente			
114. Tipo de estambres	Laminar	Con filamento bien diferenciado			
115. Número de estambres	Numerosos	Múltiplo de tres			
116. Estaminoides internos	Ausentes	Presentes			
117. Posición del microsporangio		Terminal	Abaxial	Adaxial	Lateral
118. Microsporangios por microsporofilo	Más de dos	Dos			
119. Fusión de los microsporangios	Libres	Fusionados al menos en la base			
120. Dehiscencia de los microsporangios	Ecto/ endocinética	Endotecial			
121. Simetría de la microspora/polen	Radial	Bilateral	Global		
122. Número de aperturas de la microspora		Una	Cero	Tres	
123. Microspora/polen con...	Cicatriz proximal de la tétrada	Sulco distal	Sin apertura		
124. Escultura de la membrana de la apertura	Lisa o suavemente esculturada	Conspicuamente esculturada			
125. Endexina	Engrosada uniformemente (lamelar)	Ausente	Delgada (no lamelar) excepto en la apertura		
126. Posición de apertura de la microspora	Proximal	Distal	Ecuatorial		
127. Leptoma	Ausente	Presente			
128. Forma del colpo	Colpado	Colporado	Pororado		
129. Estructura infratectal		Masiva o alveolar esponjosa	Alveolar en panal de abeja	Granular	Columelar
130. Estriaciones de la exina	Ausentes	Presentes			
131. Sacos en el polen	Ausente o reducidos	Bien desarrollados			
132. Tectum		Continuo o finamente perforados	Foveolado-reticulado		
133. Espinas infratecturales	Ausentes	Presentes			
134. Gametofito	Cormoso	Taloso			
135. Gametofito	Fotosintético o dependiente del esporofito	Saprófito	Micorrícico		
136. Formación de tubo polínico	Ausente	Presente			
137. Tipo de tubo polínico	Haustorial	Funcional en el transporte de las gametas			
138. Anterozoides		Presentes	Ausentes		
139. Tipo de anterozoides	Biflagelados	Multiflagelados			
140. Óvulo/preóvulo	Ausente	Presente			
141. Estructura ovulífera o megasporangiada	Pinnada	Simple aplanada	Simple, pedunculada		
142. Estructura que acompaña el óvulo o megasporangio	Ausente	Cúpula radial lobada	Cúpula o tegumento externo anátropos	Cúpula o tegumento externo ortótropos no lobados	Tegumento externo bipartito derivado de dos primordios
143. Cúpula	Multiovulada	Uniovulada			
144. Fertilínger	Ausente	Presente			
145. Carpelo	Ausente	Presente			
146. Tipo de carpelo	Abierto	Cerrado			
147. Disposición de los carpelos	Espiralada o irregular	Verticilada			

Caracteres/ Estados	0	1	2	3	4
148. Óvulos por carpelo		Varios	Uno apical		
149. Posición del óvulo/ megasporangio respecto de un eje	En apéndices laterales o sésiles en una rama lateral	Terminal sobre el tallo	Marginal		
150. Posición del óvulo/ megasporangio respecto de una estructura laminar	Apical o marginal	Abaxial	Adaxial		
151. Orientación del óvulo/ megasporangio	Erecto	Invertido			
152. Dehiscencia del megasporangio	A lo largo de un margen	Cerca del ápice y a lo largo de parte o todos los dos márgenes	Indehiscente		
153. Perianto	Más de dos ciclos o espiral-irregular	Dos ciclos	Ninguno		
154. Simetría del perianto	Varias	Trímera			
155. Hipantio	Ausente	Presente			
156. Cone domes	Ausente	Presente			
157. Apéndices fértiles	No agregados o en estróbilos simples	Estróbilos masculinos simples, estróbilos femeninos compuestos	Estróbilos masculinos y femeninos compuestos		
158. Simetría de la estructura que portan megasporangios	Radial	Bilateral (dorsiventral)			
159. Complejo bráctea/eje A2	Ausentes	Helicoidales	En hileras verticales		
160. Relación entre bráctea y eje A2 femenino	Libres	Fusionados			
161. Conos leñosos	Ausentes	Presentes			
162. Tríptico estructural		Ausente	Presente		
163. Arilo carnoso	Ausente	Presente			
164. Doble tegumento	Ausente	Presente			
165. Tegumento	Ausente	Pre-tegumento lobado	Con ápice simple	Con ápice bífida	Con micrópila tubular recta
166. Sellado del ápice tegumentario post polinización	Ausente	Presente			
167. Salpinx	Presente	Ausente			
168. Cámara polínica	Ausente (ápice celular sólido)	Con piso membranoso	Sin piso membranoso		
169. Columela central	Presente	Ausente			
170. Vascularización del tegumento	Numerosos haces, uno a cada lóbulo	Dos haces que se dividen un plano principal	No vascularizado		
171. Vascularización del nucelo	No vascularizado	Vascularizado			
172. Cutícula nucelar	Delgada	Gruesa			
173. Testa	Multiplicativa	No multiplicativa			
174. Exotesta	Normal	En empalizada			
175. Tétrada de megasporas	Tetraédrica	Linear			
176. Obturación post-polinización de la cámara polínica	No sellada	Sellada			
177. Pared de la megaspora	Gruesa	Delgada			
178. Arquegonios		Presentes	Ausentes		
179. Doble fecundación	Ausente	Presente			
180. Simetría de la semilla	Radiospermica	Platispermica			
181. Número de Cotiledones	Dos	Numerosos	Uno		
182. Germinación	Epígea	Hipógea			

Tabla 3. Matriz de datos utilizada en el análisis filogenético de las plantas vasculares.

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31			
Aglaophyton	0	0	0	?	?	0	0	-	0	-	-	0	-	-	-	0	-	0	0	0	0	0	0	0	-	0	0	-	-	0	0			
Rhynia	0	0	0	?	?	0	0	-	0	-	-	0	-	-	-	0	-	0	0	0	1	0	0	1	0	-	0	0	-	-	0			
Zosterophyllum	1	0	0	?	1	0	-	0	-	-	-	0	-	-	-	0	-	0	1	1	1	1	2	0	-	0	0	-	-	0	0			
Gosslingiaceae	1	1	0	?	1	0	-	0	-	-	-	0	-	-	-	0	-	0	1	1	1	1	2	0	-	0	0	-	-	0	0			
Sawdoniaceae	1	1	0	?	1	0	-	0	-	-	-	0	-	-	-	0	-	0	1	1	1	1	2	0	-	0	0	-	-	0	0			
Drepanophycales	1	0	0	?	0	0	-	0	-	-	-	0	-	-	-	0	-	0	2	1	1	1	2	1	0	0	0	-	-	0	0			
Proteplidodendrales	1	0	0	?	0	0	-	0	-	-	-	0	-	-	-	0	-	0	2	1	1	1	2	1	0	0	0	-	-	0	0			
Lycopodiales	1	0	0	0	0	0	-	0	-	-	-	0	-	-	-	0	-	0	2	1	1	1	2	1	0	0	0	-	-	0	0			
Selaginellales	1	0	0	0	0	0	-	0	-	-	-	0	-	-	-	0	-	0	2	1	1	1	2	1	0	0	0	-	-	0	0			
Pleurometales	1	0	0	?	0	1	1	0	-	1	-	0	-	-	-	0	-	0	2	1	1	1	2	1	0	0	0	-	-	1	1			
Lepidodendrales	1	0	0	?	0	1	1	0	-	0	-	0	-	-	-	0	-	0	2	1	1	1	2	1	0	0	0	-	-	1	1			
Isoetales	1	0	0	0	0	1	1	0	-	2	-	0	-	-	-	0	-	0	2	1	1	1	2	1	0	0	0	-	-	1	1			
Iridopteridales	2	2	1	?	0	0	-	0	-	-	-	0	-	-	-	0	-	0	3	2	1	1	3	1	0	0	0	-	-	0	0			
Archaeocalamitaceae	2	2	1	?	0	0	-	1	?	-	-	0	-	-	?	0	1	0	3	2	1	1	3	1	0	0	0	-	-	1	1			
Calamitaceae	2	2	1	?	0	0	-	1	?	-	-	0	-	-	?	0	1	0	3	2	1	1	3	1	0	0	0	-	-	1	1			
Apocalamitaceae	2	2	1	?	0	0	-	1	?	-	-	0	-	-	?	0	1	0	3	2	1	1	3	1	0	0	0	-	-	1	1			
Equisetaceae	2	2	1	?	0	0	-	1	1	-	-	0	-	-	?	0	1	0	3	2	1	1	3	1	0	0	0	-	-	1	1			
Sphenophyllales	2	2	1	?	0	0	-	1	?	-	-	0	-	-	?	0	1	1	3	[1,2]	1	1	3	1	0	0	0	-	-	0	0			
Stauropteridopsida	2	2	1	?	0	0	-	0	?	-	-	0	-	-	0	0	0	0	3	2	1	1	3	1	0	0	0	-	-	0	0			
Cladoxylopsida	2	2	1	?	0	0	-	0	?	-	-	0	-	-	0	0	0	0	3	2	1	1	3	1	0	0	0	-	-	0	0			
Zygopteridopsida	2	2	1	?	0	0	-	0	?	-	-	0	-	-	0	0	0	0	3	2	1	1	3	1	0	0	0	-	-	0	0			
Psilotopsida	2	2	1	0	0	0	-	0	1	-	-	0	-	-	0	0	0	0	3	2	1	1	3	1	0	1	0	-	-	1	1			
Marattiopsida	2	2	1	0	0	0	-	0	1	-	-	0	-	-	0	0	0	0	3	2	1	1	3	1	0	[0,1]	0	0	-	-	1			
Polypodiopsida	2	2	1	0	0	0	-	0	1	-	-	0	-	-	0	0	0	0	3	2	1	1	3	1	0	1	0	-	-	1	1			
Aneurophytales	2	2	1	?	0	0	-	0	?	-	-	0	0	0	0	0	0	0	3	2	1	1	3	1	0	0	0	?	-	?	0			
Protophytales	2	2	1	?	0	0	-	0	?	-	-	0	0	?	0	0	0	0	3	2	1	1	3	1	0	0	0	0	?	-	?	0		
Archaeopteridales	2	2	1	?	0	0	-	0	?	-	-	0	0	0	0	0	0	0	3	2	1	1	3	1	0	0	0	?	-	?	?	1		
Lignopteridales	2	2	1	?	0	0	-	0	?	-	-	0	0	0	0	0	0	0	3	2	1	1	3	1	0	0	0	?	-	?	?	1		
Medullosales	2	2	1	?	0	0	-	0	?	-	-	0	0	0	0	0	0	0	3	2	1	1	3	1	0	0	0	?	-	?	?	1		
Cycadaceae	2	2	1	1	0	0	-	0	0	-	1	0	1	0	1	0	0	0	3	2	1	1	3	1	0	0	0	0	0	0	0	1		
Stangeriaceae	2	2	1	1	0	0	-	0	0	-	1	0	1	0	1	0	0	0	3	2	1	1	3	1	0	0	0	0	0	0	0	1		
Zamiaceae	2	2	1	1	0	0	-	0	0	-	1	0	1	0	1	0	0	0	3	2	1	1	3	1	0	0	0	0	0	0	0	1		
Callistophytales	2	2	1	?	0	0	-	0	?	-	-	0	0	1	0	0	0	0	3	2	1	1	3	1	0	0	0	?	-	?	?	?	1	
Corytospermales	2	2	1	?	0	0	-	0	?	-	-	0	0	1	0	0	0	0	3	2	1	1	3	1	0	0	0	?	-	?	?	?	1	
Peltaspermales	2	2	1	?	0	0	-	0	?	-	-	0	0	?	0	0	0	0	3	2	1	1	3	1	?	?	?	?	-	?	?	?	1	
Pentoxylaes	2	2	1	?	0	0	-	0	?	-	-	0	0	1	0	0	0	0	3	2	1	1	3	1	0	0	0	?	-	?	?	?	1	
Cycadeoideales	2	2	1	?	0	0	-	0	?	-	-	0	0	1	0	0	0	0	3	2	1	1	3	1	0	0	0	?	-	?	?	?	1	
Glossopteridales	2	2	1	?	0	0	-	0	?	-	-	0	0	1	0	0	0	0	3	2	1	1	3	1	0	0	0	?	-	?	?	?	1	
Cordaitales	2	2	1	?	0	0	-	0	?	-	-	0	0	1	0	0	0	0	3	2	1	1	3	1	0	0	0	?	-	?	?	?	1	
Walchiaes	2	2	1	?	0	0	-	0	?	-	-	0	0	1	0	0	0	0	3	2	1	1	3	1	0	0	0	?	-	?	?	?	1	
Burialiales	2	2	1	?	0	0	-	0	?	-	-	0	0	1	1	0	0	0	3	2	1	1	3	1	?	?	?	?	-	?	?	?	?	1
Ginkgoales	2	2	1	1	0	0	-	0	0	-	-	0	0	1	1	0	0	0	3	2	1	1	3	1	1	0	0	0	0	0	0	1	1	
Gnetales	2	2	1	1	0	0	-	0	0	-	0	1	1	1	0	0	0	0	3	2	1	1	3	1	1	1	0	0	0	0	0	1	1	
Coniferales	2	2	1	1	0	0	-	0	0	-	-	0	0	1	1	0	0	0	3	2	1	1	3	1	1	?	?	?	?	-	?	?	?	1
Taxales	2	2	1	1	0	0	-	0	0	-	-	0	0	1	1	0	0	0	3	2	1	1	3	1	1	?	?	?	?	-	?	?	?	1
Caytoniales	2	2	1	?	0	0	-	0	?	-	-	0	0	?	0	0	0	0	3	2	1	1	3	1	1	?	?	?	?	-	?	?	?	1
Amborellales	2	2	1	1	0	0	-	0	0	-	-	0	0	1	0	0	0	0	3	2	1	1	3	1	0	0	0	1	1	1	1	1	1	
Chloranthales	2	2	1	1	0	0	-	0	0	-	-	0	0	1	1	0	0	0	3	2	1	1	3	1	0	0	0	1	1	1	1	1	1	
Magnolids	2	2	1	1	0	0	-	0	[0,1]	-	-	0	0	1	1	0	0	0	3	2	1	1	3	1	0	0	0	[0,1]	1	1	1	1	1	1
Monocotyledóneas	2	2	1	1	0	0	-	0	1	-	-	0	0	1	1	0	0	0	3	2	1	1	3	1	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1
Eudicotyledóneas	2	2	1	1	0	0	-	0	0	-	-	0	0	1	1	0	0	0	3	2	1	1	3	1	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1

	32	33	34	35	36	37	38	39	40	41	42	43	44	45	46	47	48	49	50	51	52	53	54	55	56	57	58	59	60	61	62	
Aglaophyton	0	-	-	-	-	-	-	0	0	0	-	-	-	0	0	-	-	-	-	0	0	-	-	-	-	-	0	-	-	-	-	
Rhynia	0	-	-	-	-	-	-	0	0	0	-	-	-	0	0	-	-	-	-	0	0	-	-	-	-	-	0	-	-	-	-	
Zosterophyllum	0	-	-	-	-	-	-	0	0	0	-	-	-	0	0	-	-	-	-	0	0	-	-	-	-	-	0	-	-	-	-	
Gosslingiaceae	0	-	-	-	-	-	-	0	0	0	-	-	-	0	0	-	-	-	-	0	0	-	-	-	-	-	0	-	-	-	-	
Sawdoniaceae	0	-	-	-	-	-	-	0	0	1	0	-	-	0	0	-	-	-	-	0	0	-	-	-	-	-	0	-	-	-	-	
Drepanophycales	0	-	-	-	-	-	-	0	0	1	0	0	0	0	0	-	-	-	-	0	0	-	-	-	-	-	0	-	-	-	-	
Protepidodendrales	0	-	-	-	-	-	-	0	0	1	1	1	0	0	0	-	-	-	-	0	0	-	-	-	-	-	0	-	-	-	-	
Lycopodiales	0	-	-	-	-	-	-	0	0	1	1	0	0	0	0	-	-	-	-	0	0	-	-	-	-	-	0	-	-	-	-	
Selaginellales	0	-	-	-	-	-	-	1	0	1	1	0	0	0	0	-	-	-	-	0	0	-	-	-	-	-	0	-	-	-	-	
Pleuromelales	0	-	-	-	-	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	-	-	-	-	0	0	-	-	-	-	-	0	-	-	-	-	
Lepidodendrales	0	-	-	-	-	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	-	-	-	-	0	0	-	-	-	-	-	0	-	-	-	-	
Isoetales	0	-	-	-	-	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	-	-	-	-	0	0	-	-	-	-	-	0	-	-	-	-	
Indopteridales	1	1	0	-	-	-	-	0	0	0	-	-	2	1	0	-	-	-	-	0	1	0	-	-	-	-	0	-	-	-	-	
Archaeocalamitaceae	1	1	0	0	-	1	0	0	1	0	-	-	2	1	0	-	-	-	-	0	1	0	-	-	0	-	0	-	-	-	-	
Calamitaceae	1	1	0	0	-	1	0	0	1	0	-	-	2	1	0	-	-	-	-	1	1	1	-	-	0	-	0	-	-	-	-	
Apocalamitaceae	1	1	0	0	-	1	0	0	1	0	-	-	2	1	0	-	-	-	-	1	1	1	-	-	0	-	0	-	-	-	-	
Equisetaceae	1	1	0	0	-	1	0	0	1	0	-	-	2	1	0	-	-	-	-	1	1	1	-	-	0	-	0	-	-	-	-	
Sphenophyllales	1	1	0	-	-	-	-	0	0	0	-	-	2	1	0	-	-	-	-	[0,1]	1	0	-	-	0	-	0	-	-	0	-	
Stauropteridopsida	1	1	0	-	-	-	-	0	0	0	-	-	0	1	1	1	0	-	-	0	1	0	0	-	0	-	1	-	-	-	-	
Cladoxylopsida	1	1	0	-	-	-	-	0	0	0	-	-	0	1	2	1	0	-	-	0	1	0	0	-	0	-	0	-	-	-	-	
Zygopteridopsida	1	1	0	-	-	-	-	0	0	0	-	-	0	1	2	1	0	-	-	0	1	0	0	-	0	-	0	-	-	-	-	
Psilotopsida	1	1	0	0	-	0	1	0	0	0	-	-	0	1	3	0	1	-	-	[0,1]	1	0	0	-	0	-	0	-	-	1	-	
Marattiopsida	1	1	0	0	-	0	1	0	0	0	-	-	0	1	3	0	1	-	-	1	1	0	0	-	0	-	0	-	-	1	-	
Polypodiopsida	1	1	0	0	-	0	1	0	0	0	-	-	0	1	[2,3]	[0,1]	1	-	-	1	1	0	0	-	0	-	0	-	-	1	-	
Aneurophytales	0	0	1	0	0	-	0	0	0	0	-	-	0	1	0	-	-	?	?	?	0	0	-	1	?	?	?	?	?	?	?	
Protophytales	1	0	1	1	0	0	0	0	0	0	-	-	0	1	0	-	-	?	?	?	0	-	-	1	?	?	?	?	?	?	?	
Archaeopteridales	1	0	1	1	0	0	0	0	0	0	-	-	0	1	0	-	-	-	0	1	0	-	-	1	2	0	1	0	0	0	0	
Lignopteridales	1	0	1	1	0	0	0	0	0	0	-	-	0	1	0	-	-	0	-	1	0	-	-	1	0	0	1	0	0	1	0	
Medullosales	1	0	1	1	0	0	0	0	0	0	-	-	1	1	0	-	-	1	-	1	0	-	-	1	0	1	0	1	0	1	0	
Cycadaceae	1	0	1	1	1	0	0	0	0	0	-	-	0	1	0	-	-	2	-	1	0	-	-	1	1	1	1	0	0	1	0	
Stangeriaceae	1	0	1	1	1	0	0	0	0	0	-	-	0	1	0	-	-	2	-	1	0	-	-	1	1	1	1	0	0	1	0	
Zamiaceae	1	0	1	1	1	0	0	0	0	0	-	-	0	1	0	-	-	2	-	1	0	-	-	1	1	1	1	0	0	1	0	
Callistophytales	1	0	1	1	0	0	0	0	0	0	-	-	0	1	0	-	-	0	-	1	0	-	-	1	0	0	1	0	0	1	0	
Corytospermales	1	0	1	1	0	0	0	0	0	0	-	-	0	1	0	-	-	0	-	1	0	-	-	1	0	0	1	0	0	1	0	
Peltaspermales	?	0	1	1	?	0	0	0	0	0	-	-	?	1	0	-	-	1	-	1	0	-	-	1	0	?	[0,1]	?	0	0	1	0
Pentoxylaes	1	0	1	1	1	0	0	0	0	0	-	-	0	1	0	-	-	1	-	1	0	-	-	1	0	1	1	0	0	1	0	
Cycadeoideales	1	0	1	1	1	0	0	0	0	0	-	-	0	1	0	-	-	0	-	1	0	-	-	1	0	1	1	0	0	1	0	
Glossopteridales	1	0	1	1	1	0	0	0	0	0	-	-	0	1	0	-	-	-	1	1	0	-	-	1	0	?	?	0	1	0	1	
Cordaitales	1	0	1	1	1	0	0	0	0	0	-	-	0	1	0	-	-	-	1	1	0	-	-	1	2	?	?	0	0	0	0	
Walchiaes	1	0	1	1	1	0	0	0	0	0	-	-	0	1	0	-	-	-	1	1	0	-	-	1	4	?	?	0	0	-	0	
Burialiales	1	0	1	1	1	0	0	0	0	0	-	-	0	1	0	-	-	-	1	1	0	-	-	1	4	?	?	0	0	-	0	
Ginkgoales	1	0	1	1	1	0	0	0	0	0	-	-	0	1	0	-	-	-	1	1	0	-	-	1	2	?	?	0	0	-	0	
Gnetales	1	0	1	1	1	0	0	0	0	0	-	-	2	1	0	-	-	-	-	2	1	0	-	1	[1,2]	1	?	-	0	[0,1]	[1,2]	[0,1]
Coniferales	1	0	1	1	1	0	0	0	0	0	-	-	[0,2]	1	0	-	-	-	-	1	1	0	-	1	[2,4]	0	?	-	[0,1]	0	-	0
Taxales	1	0	1	1	1	0	0	0	0	0	-	-	0	1	0	-	-	-	-	1	1	0	-	1	4	?	?	?	?	0	-	0
Caytoniales	?	0	1	1	?	0	0	0	0	0	-	-	0	1	0	-	-	0	-	1	0	-	-	1	0	?	?	?	1	1	3	0
Amborellales	1	0	1	1	1	0	0	0	0	0	-	-	[0,1]	1	0	-	-	0	-	1	0	-	-	1	1	?	?	0	1	1	1	1
Chloranthales	1	0	1	1	1	0	0	0	0	0	-	-	2	1	0	-	-	0	-	1	0	-	-	1	1	?	?	0	1	1	1	1
Magnolids	1	0	1	1	1	0	0	0	0	0	-	-	[0,1]	1	0	-	-	0	-	1	0	-	-	[1,3]	1	?	?	0	1	1	[1,3]	[0,1]
Monocotledóneas	1	0	1	1	1	0	0	0	0	0	-	-	0	1	0	-	-	1	-	1	0	-	-	[2,3]	1	?	?	?	0	1	2	?
Eudicotiledóneas	1	0	1	1	1	0	0	0	0	0	-	-	0	1	0	-	-	1	-	1	0	-	-	3	1	?	[0,1]	1	1	[1,3]	[0,1]	

	63	64	65	66	67	68	69	70	71	72	73	74	75	76	77	78	79	80	81	82	83	84	85	86	87	88	89	90	91	92	93	
<i>Aglaophyton</i>	0	-	0	0	0	0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0	-	-	0	-	0	0	0	0	0	
<i>Rhynia</i>	0	-	0	0	0	0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0	-	-	0	-	0	0	0	0	0	
<i>Zosterophyllum</i>	0	-	0	0	0	0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	0	-	0	0	0	1	1	
<i>Gosslingiaceae</i>	0	-	0	0	0	0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	0	-	0	0	0	1	1	
<i>Sawdoniaceae</i>	0	-	0	0	0	0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	0	-	0	0	0	1	1	
<i>Drepanophycales</i>	[0,1]	-	0	0	0	0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	0	-	0	0	0	2	1	
<i>Proteplododendrales</i>	0	-	0	0	0	0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	0	-	0	0	0	2	1	
<i>Lycopodiates</i>	0	-	0	0	0	0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	0	-	0	0	0	2	1	
<i>Selaginellates</i>	0	-	0	0	0	0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	0	-	0	0	1	2	1	
<i>Pleuromelates</i>	0	-	0	0	0	1	-	1	0	0	0	0	0	0	-	-	0	0	0	0	0	1	-	-	0	-	0	0	1	2	1	
<i>Lepidodendrales</i>	0	-	0	0	0	1	-	1	0	0	0	0	0	0	-	-	0	0	0	0	0	1	-	-	0	-	0	0	1	2	1	
<i>Isotales</i>	0	-	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	-	-	0	0	0	0	0	1	-	-	0	-	0	0	1	2	1	
<i>Indopteridales</i>	0	-	0	0	0	0	0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2	-	-	0	-	0	0	0	-	0	
<i>Archaeocalamitaceae</i>	0	-	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	-	-	[0,1]	0	0	0	0	2	-	-	0	-	0	0	0	-	0	
<i>Calamitaceae</i>	0	-	0	0	0	1	0	1	1	0	0	0	0	0	-	-	[0,1]	0	0	0	0	2	-	-	0	-	0	0	[0,1]	-	0	
<i>Apocalamitaceae</i>	0	-	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	-	-	?	?	0	0	?	2	-	-	0	-	0	0	0	-	0	
<i>Equisetaceae</i>	0	-	0	0	0	0	0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2	-	-	0	-	0	0	0	-	0	
<i>Sphenophyllales</i>	?	-	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	-	-	1	0	0	0	0	2	-	-	0	-	0	0	0	-	0	
<i>Stauropteridopsida</i>	0	-	0	0	0	0	0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2	-	-	0	-	0	0	[0,1]	-	0	
<i>Cladoxyllopsida</i>	0	-	0	0	0	[0,1]	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	1	0	0	0	0	2	-	-	0	-	0	0	0	-	0	
<i>Zygopteridopsida</i>	0	-	0	0	0	0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2	-	-	0	-	0	0	0	-	0	
<i>Psilotopsida</i>	0	-	0	0	0	0	0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2	-	-	0	-	0	0	0	-	0	
<i>Marattiopsida</i>	0	-	0	0	0	0	0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2	-	-	0	-	0	0	0	-	0	
<i>Polypodiopsida</i>	0	-	0	0	0	0	0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2	-	-	0	-	0	0	[0,1]	-	0	
<i>Aneurophytales</i>	0	?	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	?	0	0	1	0	0	0	2	[0,1]	0	0	-	0	0	0	[0,1]	-	0
<i>Protophytales</i>	0	?	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	-	0	0	2	1	0	0	-	0	0	1	-	0	
<i>Archaeopteridales</i>	0	?	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	2	1	0	0	-	0	0	0	1	-	0
<i>Lignopteridales</i>	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	2	0	[1,2]	1	0	0	0	1	-	0	
<i>Medullosales</i>	0	0	0	0	0	1	0	0	1	1	1	1	1	1	1	0	0	1	0	0	0	2	0	3	1	0	0	0	1	-	0	
<i>Cycadaceae</i>	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	[0,1]	0	0	0	0	2	1	3	0	1	1	1	1	-	0	
<i>Stangeriaceae</i>	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	[0,1]	0	0	0	0	2	1	3	0	1	1	1	1	-	0	
<i>Zamiaceae</i>	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	[0,1]	0	0	0	0	2	1	3	[0,1]	1	1	1	1	-	0	
<i>Callistophytales</i>	0	?	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	[0,1]	0	0	0	0	2	0	2	0	0	0	0	1	-	0	
<i>Corytospermales</i>	0	?	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	[0,1]	0	0	0	0	2	0	2	0	0	0	0	1	-	0	
<i>Peltaspermales</i>	0	0	0	0	1	1	1	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	2	1	2	1	?	0	0	0	1	-	0
<i>Pentoxylales</i>	1	0	0	0	0	1	1	0	1	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	2	1	0	1	0	0	0	1	-	0	
<i>Cycadeoideales</i>	1	0	1	1	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	2	1	3	0	0	0	0	1	-	0	
<i>Glossopteridales</i>	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	?	?	1	0	0	0	0	1	3	0	0	0	0	0	1	-	0	
<i>Cordaitales</i>	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	?	1	0	0	0	1	2	1	0	0	0	0	1	-	0	
<i>Walchia</i>	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	?	1	0	0	0	1	2	1	0	0	0	0	1	-	0	
<i>Burialdiates</i>	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	2	1	1	0	0	0	0	1	-	0	
<i>Ginkgoales</i>	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	1	1	1	2	1	2	0	0	0	0	1	-	0	
<i>Gnetales</i>	[0,1]	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	?	?	1	0	0	1	1	2	1	[0,3]	0	0	0	0	1	-	0	
<i>Coniferales</i>	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	[0,1]	1	0	1	1	2	1	[2,3]	0	0	0	0	1	-	0	
<i>Taxales</i>	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	?	?	?	?	?	2	1	3	0	0	0	0	1	-	0	
<i>Caytoniales</i>	0	1	0	0	0	1	1	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	2	?	?	?	?	?	?	?	?	0	
<i>Amborellales</i>	1	1	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	?	?	?	?	?	2	?	?	?	?	?	?	?	?	0	
<i>Chloranthales</i>	1	1	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	1	[0,1]	0	0	0	0	0	2	1	4	0	0	0	0	1	-	0	
<i>Magnolids</i>	[0,1]	1	0	0	0	1	1	0	[0,1]	0	0	0	0	0	1	[0,1]	0	0	0	0	0	2	1	4	0	0	0	0	1	-	0	
<i>Monocotiledóneas</i>	0	1	0	0	0	[0,1]	1	0	-	-	-	-	-	-	1	1	0	?	-	0	0	2	1	4	0	0	0	0	1	-	0	
<i>Eudicotiledóneas</i>	1	1	0	0	0	0	[0,1]	1	0	[0,1]	0	[0,1]	[0,1]	[0,1]	1	1	0	-	0	0	?	2	1	[0,4]	0	0	0	0	1	-	0	

	94	95	96	97	98	99	100	101	102	103	104	105	106	107	108	109	110	111	112	113	114	115	116	117	118	119	120	121	122	123	124
<i>Aglaophyton</i>	0	0	0	0	0	-	-	-	-	0	0	-	0	0	0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Rhynia</i>	1	0	0	0	0	-	-	-	-	0	0	-	0	0	0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Zosterophyllum</i>	0	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	-	0	0	0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Gosslingiaceae	0	1	1	1	1	0	0	1	0	0	-	-	0	0	0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Sawdoniaceae	0	1	1	1	1	0	0	2	0	0	-	-	0	0	0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Drepanophycales	0	1	1	1	1	1	0	0	2	0	0	-	0	0	0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Protepidodendroidales	0	1	1	1	1	1	1	1	-	0	[0,1]	0	0	0	0	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Lycopodiales	0	1	1	1	1	1	1	1	-	0	0	1	0	0	0	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Selaginellales	0	1	1	1	1	1	1	1	-	0	1	0	0	0	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Pleuromelales	0	1	1	1	1	1	1	1	-	0	1	0	0	0	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Lepidodendroidales	0	1	1	1	1	1	1	1	-	0	1	0	0	0	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Isotelales	0	1	1	1	1	1	1	1	-	0	1	0	0	0	0	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Indopteridales	0	2	0	2	0	-	-	-	-	0	0	-	0	1	0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Archaeocalamitaceae	0	2	0	2	0	-	-	-	-	0	0	-	1	1	0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Calamitaceae	0	2	0	2	0	-	-	-	-	0	0	-	1	1	0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Apocalamitaceae	0	2	0	2	0	-	-	-	-	0	0	-	1	1	0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Equisetaceae	0	2	0	2	0	-	-	-	-	0	0	-	1	1	0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Sphenophyllales	0	2	0	2	0	-	-	-	-	0	0	-	1	1	0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Stauropteridopsida	0	2	0	2	0	-	-	-	-	0	0	-	0	0	0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Cladoxylopsida	0	2	0	2	0	-	-	-	-	0	0	-	0	0	0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Zygopteridopsida	0	2	0	2	0	-	-	-	-	0	0	-	0	0	0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Psilotopsida	0	2	0	2	0	-	-	-	-	0	0	-	0	0	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Marattiopsida	0	2	0	2	0	-	-	-	-	0	0	-	0	0	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Polypodiopsida	0	2	0	2	0	-	-	-	-	1	0	-	0	0	0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Aneurophytales	0	2	0	2	0	-	-	-	-	0	0	-	0	0	0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Protophytales	0	2	0	2	0	-	-	-	-	0	0	-	0	0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Archaeopteridales	0	2	0	2	0	-	-	-	-	0	0	-	0	0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Ligninopteridales	0	2	0	2	0	-	-	-	-	0	0	-	0	0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Medullosales	0	2	0	2	0	-	-	-	-	0	0	-	0	0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Cycadaceae	0	2	0	2	0	-	-	-	-	0	0	-	0	0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Stangeriaceae	0	2	0	2	0	-	-	-	-	0	0	-	0	0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Zamiaceae	0	2	0	2	0	-	-	-	-	0	0	-	0	0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Callistophytales	0	2	0	2	0	-	-	-	-	0	0	-	0	0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Corytospermales	0	2	0	2	0	-	-	-	-	0	0	-	0	0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Peltaspermales	0	2	0	2	0	-	-	-	-	0	0	-	0	0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Pentoxylaes	0	2	0	2	0	-	-	-	-	0	0	-	0	0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Cycadeoideales	0	2	0	2	0	-	-	-	-	0	0	-	0	0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Glossopteridales	0	2	0	2	0	-	-	-	-	0	0	-	0	0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Cordaitales	0	2	0	2	0	-	-	-	-	0	0	-	0	0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Walchiaes	0	2	0	2	0	-	-	-	-	0	0	-	0	0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Buriales	0	2	0	2	0	-	-	-	-	0	0	-	0	0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Ginkgoales	0	2	0	2	0	-	-	-	-	0	0	-	0	0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Gnetales	0	2	0	2	0	-	-	-	-	0	0	-	0	0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Coniferales	0	2	0	2	0	-	-	-	-	0	0	-	0	0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Taxales	0	2	0	2	0	-	-	-	-	0	0	-	0	0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Caytoniales	0	2	0	2	0	-	-	-	-	0	0	-	0	0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Amborellales	0	2	0	2	0	-	-	-	-	0	0	-	0	0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Chloranthales	0	2	0	2	0	-	-	-	-	0	0	-	0	0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Magnolids	0	2	0	2	0	-	-	-	-	0	0	-	0	0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Monocotyledóneas	0	2	0	2	0	-	-	-	-	0	0	-	0	0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Eudicotyledóneas	0	2	0	2	0	-	-	-	-	0	0	-	0	0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-

	125	126	127	128	129	130	131	132	133	134	135	136	137	138	139	140	141	142	143	144	145	146	147	148	149	150	151	152	153	154	155
<i>Aglaophyton</i>	-	0	-	-	0	0	-	-	-	0	0	0	0	-	0	0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Rhynia</i>	-	0	-	-	0	0	-	-	-	0	0	0	0	-	0	0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Zosterophyllum</i>	-	0	-	-	0	0	-	-	-	1	0	0	0	-	0	0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Gosslingiaceae	-	0	-	-	0	0	-	-	-	1	0	0	0	-	0	0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Sawdoniaceae	-	0	-	-	0	0	-	-	-	1	0	0	0	-	0	0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Drepanophycales	-	0	-	-	0	0	-	-	-	1	0	0	0	-	0	0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Protepidodendrales	-	0	-	-	0	0	-	-	-	1	0	0	0	-	0	0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Lycopodiales	-	0	-	-	0	0	-	-	-	1	1	0	0	-	0	0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Selaginiales	-	0	-	-	0	0	-	-	-	1	0	0	0	-	0	0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Pleuromelales	-	0	-	-	0	0	-	-	-	1	0	0	0	-	0	0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Lepidodendrales	-	0	-	-	0	0	-	-	-	1	0	0	0	-	0	0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Isoetales	-	0	-	-	0	0	-	-	-	1	0	0	0	-	0	0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Indopteridales	-	0	-	-	0	0	-	-	-	1	0	0	0	-	0	1	0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Archaeocalamitaceae	-	0	-	-	0	0	-	-	-	1	0	0	0	-	0	1	0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Calamitaceae	-	0	-	-	0	0	-	-	-	1	0	0	0	-	0	1	0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Apocalamitaceae	-	0	-	-	0	0	-	-	-	1	0	0	0	-	0	1	0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Equisetaceae	-	0	-	-	0	0	-	-	-	1	0	0	0	-	0	1	0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Sphenophyllales	-	0	-	-	0	0	-	-	-	1	0	0	0	-	0	1	0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Stauropteridopsida	-	0	-	-	0	0	-	-	-	1	0	0	0	-	0	1	0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Cladoxylopsida	-	0	-	-	0	0	-	-	-	1	0	0	0	-	0	1	0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Zygopteridopsida	-	0	-	-	0	0	-	-	-	1	0	0	0	-	0	1	0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Psilotopsida	-	0	-	-	0	0	-	-	-	1	2	0	0	-	0	1	0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Marattiopsida	-	0	-	-	0	0	-	-	-	1	0	0	0	-	0	1	0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Polypodiopsida	-	0	-	-	0	0	-	-	-	1	0	0	0	-	0	1	0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Aneurophytales	?	0	-	-	0	0	-	-	-	1	0	0	0	-	0	1	0	0	-	-	0	-	-	-	-	0	0	0	0	-	-
Protophytales	?	0	-	-	0	0	?	-	-	1	0	0	0	-	0	1	0	?	-	-	0	-	-	-	-	?	?	?	?	-	-
Archaeopteridales	?	0	-	-	0	0	0	-	-	1	0	0	0	-	0	1	0	0	-	-	0	-	-	-	-	0	0	0	1	-	-
Lignopteridales	?	0	-	-	0	0	0	-	-	1	0	0	0	-	0	1	1	0	1	[0,1]	0	-	-	-	-	0	0	0	2	-	-
Medullosales	0	0	0	0	0	0	0	-	-	1	0	0	0	-	0	1	0	0	-	-	0	0	-	-	-	0	0	0	2	-	-
Cycadaceae	0	1	0	0	1	0	0	-	-	1	0	1	0	-	0	1	1	0	0	-	0	0	-	-	-	2	0	0	2	-	-
Stangeriaceae	0	1	0	0	1	0	0	-	-	1	0	1	0	-	0	1	1	1	0	-	0	0	-	-	-	2	1	0	2	-	-
Zamiaceae	0	1	0	0	1	0	0	-	-	1	0	1	0	0	1	1	1	0	-	-	0	0	-	-	-	2	1	0	2	-	-
Callistophytales	0	1	0	0	1	0	1	-	-	1	0	1	0	0	1	1	1	0	0	-	0	0	-	-	-	0	1	0	2	-	-
Corytospermales	0	1	0	0	1	0	1	-	-	1	0	1	0	0	1	1	1	0	0	-	0	0	-	-	-	0	1	0	2	-	-
Peltaspermales	?	1	0	0	1	0	0	-	-	1	0	?	?	?	0	1	1	2	1	0	0	-	-	-	-	?	1	0	2	-	-
Pentoxylaes	0	1	0	0	1	0	0	-	-	1	0	?	?	?	0	1	1	1	0	0	0	-	-	-	-	0	?	0	2	-	-
Cycadeoideales	0	1	0	0	1	0	0	-	-	1	0	?	?	?	0	1	1	3	-	0	0	-	-	-	-	0	?	0	2	-	-
Glossopteridales	0	1	0	0	1	1	1	-	-	1	0	1	1	1	-	1	1	?	-	1	0	-	-	-	-	0	2	0	2	-	-
Cordaitales	0	1	1	0	0	1	0	-	-	1	0	1	0	0	1	1	2	0	-	-	0	0	-	-	-	0	0	2	-	-	-
Walchiaes	0	1	0	0	1	0	1	-	-	1	0	1	0	0	1	1	2	0	-	-	0	0	-	-	-	0	0	1	2	-	-
Burialiales	0	1	0	0	1	0	1	-	-	1	0	1	0	1	?	?	2	0	-	-	0	0	-	-	-	0	0	1	2	-	-
Ginkgoales	0	1	0	0	1	0	0	-	-	1	0	1	0	1	?	?	1	2	0	-	0	0	-	-	-	0	0	2	-	-	-
Gnetales	0	1	0	0	1	0	0	-	-	1	0	1	1	1	0	1	2	0	-	-	0	0	-	-	-	1	?	0	2	-	-
Coniferales	0	1	[0,1]	0	[1,2]	[0,1]	[0,1]	-	-	1	0	1	1	1	-	1	2	0	-	-	0	0	-	-	-	0	?	[0,1]	2	-	-
Taxales	0	1	1	0	2	0	0	-	-	1	0	1	1	1	1	1	2	3	-	-	0	0	-	-	-	[0,1]	?	0	2	-	-
Caytoniales	0	1	0	0	1	0	1	-	-	1	0	1	1	?	?	1	0	2	0	0	-	-	-	-	-	0	2	0	2	-	-
Amborellales	2	1	0	0	2	0	0	0	0	1	0	1	1	1	-	1	1	2	-	-	0	1	0	0	0	?	?	1	2	0	0
Chloranthales	2	1	0	0	3	0	0	1	1	1	0	1	1	1	-	1	1	3	-	-	0	1	0	?	0	0	?	?	2	0	0
Magnoliadas	[1,2]	1	0	0	[2,3]	0	0	[0,1]	[0,1]	1	0	1	1	1	-	1	1	2	-	-	0	1	0	[0,1]	[0,1]	0	2	1	2	[0,1,2]	[0,1]
Monocotiledóneas	1	1	0	2	3	0	0	?	0	1	0	1	1	1	-	1	1	2	-	-	0	1	1	1	1	0	2	1	2	1	0
Eudicotiledóneas	2	2	0	1	3	0	0	1	0	1	0	1	1	1	-	1	1	2	-	-	0	1	[0,1]	1	0	2	[0,1]	2	[0,1]	[0,1]	[0,1]

	156	157	158	159	160	161	162	163	164	165	166	167	168	169	170	171	172	173	174	175	176	177	178	179	180	181	182
Aglaophyton	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Rhynia	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Zosterophyllum	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Gosslingiaceae	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Sawdoniaceae	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Drepanophycales	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Prolepidodendrales	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Lycopodiales	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Selaginellales	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Pleurometales	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Lepidodendrales	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Isoetales	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Indopteridales	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Archaeocalamitaceae	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Calamitaceae	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Apocalamitaceae	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Equisetaceae	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Sphenophyllales	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Stauropteridopsida	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Cladoxyllopsida	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Zygopteridopsida	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Psilotopsida	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Marattiopsida	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Polypodiopsida	0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Aneurophytales	0	0	0	-	-	-	-	-	-	0	-	-	-	-	-	0	0	-	-	0	-	-	-	-	-	-	-
Protophytales	0	?	?	?	-	-	-	-	-	?	-	-	-	-	-	?	?	-	-	?	-	-	-	-	-	-	-
Archaeopteridales	0	0	0	-	-	-	-	-	-	0	-	-	-	-	-	0	0	-	-	0	-	-	-	-	-	-	-
Lignopteridales	0	0	0	-	-	-	-	-	0	0	1	0	0	0	0	0	0	-	-	0	0	0	0	0	0	?	?
Medullosales	0	0	0	-	-	-	-	-	0	0	1	0	0	2	[0,1]	0	1	0	-	0	0	0	0	0	0	?	?
Cycadaceae	[0,1]	0	0	0	-	-	-	-	0	0	1	1	2	1	1	1	1	0	-	1	1	0	0	0	1	0	0
Stangeriaceae	1	0	0	0	-	-	-	-	0	0	4	1	1	2	1	1	1	0	-	1	1	0	0	0	0	0	0
Zamiaceae	1	0	0	0	-	-	-	-	0	0	4	1	1	2	1	1	1	0	-	1	1	0	0	0	0	0	0
Callistophytales	0	0	0	0	-	-	-	-	0	0	2	1	1	2	1	1	1	0	-	?	1	0	0	0	0	1	?
Corytospermales	0	0	0	0	-	-	-	-	0	0	2	1	1	2	1	1	1	0	-	?	?	1	?	0	0	1	?
Peltaspermales	0	0	0	0	-	-	-	-	0	0	2	?	1	?	?	?	?	0	-	?	?	?	?	0	0	1	?
Pentoxylales	0	0	0	0	-	-	-	-	0	0	1	1	?	?	?	?	1	1	-	?	?	?	?	0	0	1	?
Cycadeoideales	0	0	0	0	-	-	-	-	0	0	3	1	1	0	1	?	?	1	[0,1]	-	1	1	1	0	0	0	?
Glossopteridales	0	0	0	0	-	-	-	-	0	0	1	1	1	2	1	?	?	?	-	?	?	?	0	0	0	1	?
Cordaitales	0	2	0	[1,2]	0	0	0	0	0	2	1	1	2	1	1	?	?	?	-	?	?	?	0	0	0	1	?
Walchia	0	[1,2]	1	1	0	0	0	0	0	2	1	1	2	?	?	1	0	0	-	?	?	?	0	0	0	1	?
Burkiadiales	0	0	1	1	0	0	0	0	0	2	1	1	2	?	?	?	?	-	?	?	?	?	0	0	1	?	?
Ginkgoales	0	1	0	1	0	1	0	0	0	2	1	1	2	1	?	?	?	0	-	?	?	?	?	0	0	1	?
Gnetales	0	2	0	1	0	1	0	0	0	3	1	1	[0,2]	1	?	[0,1]	0	-	-	?	?	?	?	0	0	1	?
Coniferales	0	1	1	1	[0,1]	0	1	0	0	2	[0,1]	1	2	1	2	?	[0,1]	0	-	?	?	?	?	0	0	1	[0,1]
Taxales	0	1	[0,1]	1	1	1	0	1	0	2	1	1	2	1	1	1	0	?	-	?	?	?	?	0	0	1	?
Caytoniales	0	0	0	0	-	-	-	-	0	2	1	1	?	?	?	?	0	1	-	?	?	?	?	0	0	1	?
Amborellales	0	0	0	0	-	-	-	-	0	1	2	1	1	0	1	?	0	0	1	?	?	?	1	0	0	1	?
Chloranthales	0	2	0	0	-	-	-	-	0	1	2	1	1	0	1	?	0	1	?	0	1	1	1	1	1	0	?
Magnoliadas	0	[0,2]	0	0	-	-	-	-	0	1	2	1	1	0	1	?	0	1	[0,1]	[0,1]	1	1	1	1	1	0	[0,1]
Monocotiledóneas	0	0	0	0	-	-	-	-	0	1	2	1	1	0	1	?	0	1	?	?	?	?	?	1	1	1	2
Eudicotiledóneas	0	[0,2]	0	0	-	-	-	-	0	1	2	1	1	0	1	?	0	1	1	[0,1]	1	1	1	1	1	1	0

célula resulta obstaculizado por el extremo de otra célula o radio. Si ocurren en las paredes radiales, el ápice de crecimiento se introduce entre las paredes radiales de células pertenecientes a dos grupos adyacentes. Si, en cambio, ocurre en el lateral, el extremo de crecimiento se introduce entre las paredes tangenciales de otras células, creando espirales localizadas. Las células del medio de la región espiralada son severamente distorsionadas con algunos extremos celulares que se curvan 180° (Larson, 1994).

El patrón en espiral observado y descrito en el leño *Protojuniperoxylon ischigualastense* correspondería a la salida de una rama.

Variantes del cámbium

Estas variaciones se registran en linajes particulares. Se observaron cinco tipos de variantes cambiales: 1-unifacial, 2-actividad diferencial, 3- actividad remanente, 4- cámbiumes sucesivos y 5-orientación inversa, que producen los patrones de unifacialidad, fragmentación radial y tangencial de los elementos vasculares, polixilia y tejidos vasculares centripetos, respectivamente. La combinación de la actividad remanente, los cámbiumes sucesivos y la orientación inversa tiene como resultado el desarrollo de un sistema vascular medular. En el Cuadro 2 se aclara qué tipo de variante se encuentra en cada grupo taxonómico estudiado.

Para comprender el origen y la evolución de estos tipos de desarrollo cambial, tenemos que discernir los procesos ontogenéticos implicados en cada uno de ellos. En este trabajo, el crecimiento secundario típico es referido como bifacial. Éste abarca las siguientes etapas (Fig. 6):

A partir del procámbium localizado entre los polos protoxilemáticos de una protostela (Fig. 6.A, arriba) y dentro de los haces vasculares de una eustela (Fig. 6.A, abajo), se desarrollan el cámbium s.s. de las protostelas y el cámbium fascicular de las eustelas.

Se diferencia un pericámbium en los polos de una protostela (Fig. 6.B, arriba) y un cámbium interfascicular entre los haces vasculares primarios de una eustela (Fig. 6.B, abajo). El primero deriva de las células del periciclo, mientras que el segundo deriva de las células parenquimáticas ubicadas entre los fascículos vasculares. En las espermatofitas, se considera que el cámbium recién

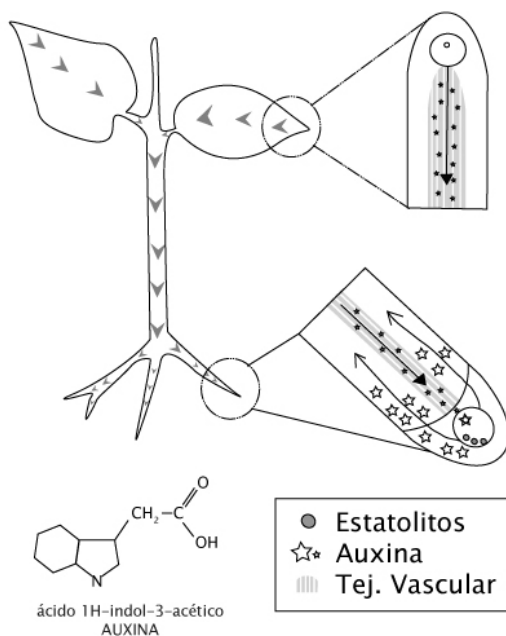


Fig. 5. Esquema mostrando la dirección del flujo de las auxinas en el interior de una planta.

está completamente formado luego de que el parénquima interfascicular se diferencia en células fusiformes (Larson, 1994).

Se forma así un anillo cambial completo, que genera xilema secundario hacia el centro del eje y floema secundario hacia la periferia.

La totalidad de los tejidos vasculares secundarios va creciendo hacia la corteza, es decir, en sentido centrífugo (Fig. 6.C, arriba y abajo).

Un sistema experimental novedoso fue empleado por Ko *et al.* (2004) para estudiar la regulación molecular de la formación del xilema secundario en *Arabidopsis*; provocando que en el eje de la inflorescencia se diferencie un cámbium mediante la inducción por peso. Esto es una evidencia de que los genes que regulan el crecimiento secundario no son exclusivos de las especies arbóreas sino que están presentes también en las herbáceas, las que tendrían el potencial de desarrollar crecimiento secundario de acuerdo a las circunstancias (Groover, 2005).

Si bien el cámbium bifacial caracteriza el clado de las Lygnophyta, se ha reconocido en representantes de las Sphenophyta, específicamente en la familia Sphenophyllaceae (Sphenophyllales) y en la familia Apocalamitaceae (Equisetales). El primer caso es

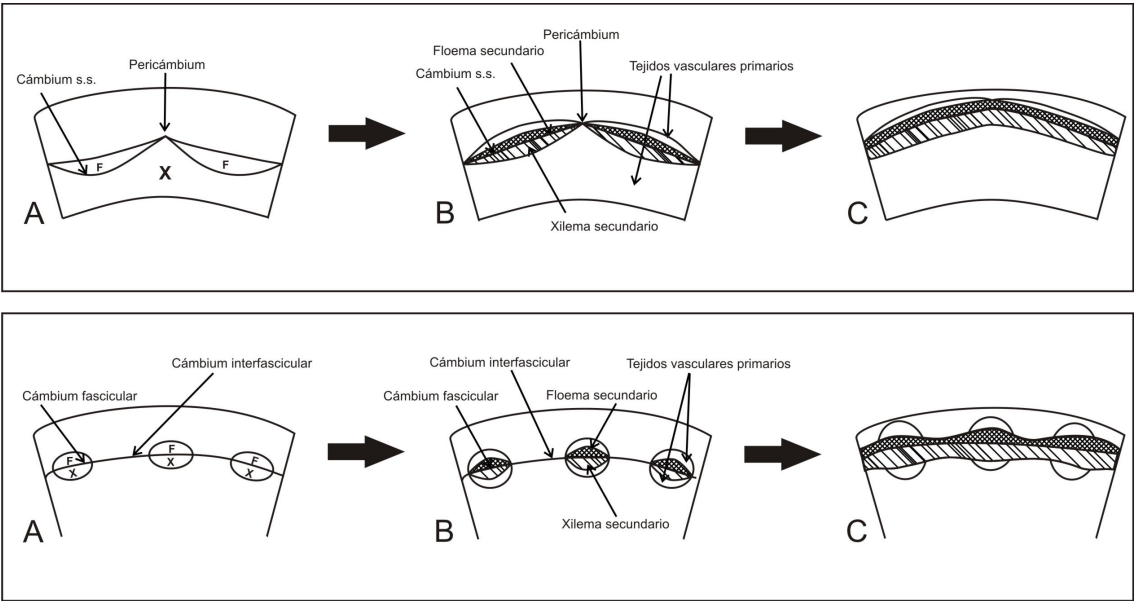


Fig. 6. Diagrama mostrando la actividad típica del cambium bifacial en una protostela (arriba) y en una eustela (abajo). Ver el texto para la explicación.

Cuadro 2. Distribución de las variantes cambiales en diferentes grupos taxonómicos.

Orden	Género	Unifacialidad	Actividad diferencial	Actividad Remanente	Cámbium inverso	Cámbiumes supernumerarios normales
Lepidodendrales	<i>Lepidodendron</i>	Presente	Ausente	Ausente	Ausente	Ausente
	<i>Lepidophloios</i>	Presente	Ausente	Ausente	Ausente	Ausente
	<i>Diaphorodendron</i>	Presente	Ausente	Ausente	Ausente	Ausente
Equisetales	<i>Archaeocalamites</i>	Presente	Ausente	Ausente	Ausente	Ausente
	<i>Calamites</i>	Presente	Presente	Ausente	Ausente	Ausente
	<i>Arthroxyton</i>	Presente	Presente	Ausente	Ausente	Ausente
Medullosales	<i>Arthropitys</i>	Presente	Presente	Ausente	Ausente	Ausente
	<i>Medullosa</i> Cotta 1832	Ausente	Presente	Ausente en las formas carboníferas. Presente en las formas pérmicas.	Presente	Ausente
Pentoxylales	<i>Pentoxylon</i> Srivastava 1935	Ausente	Presente	Ausente	Presente	Ausente
Corytospermales	<i>Elchaxylon</i> Artabe et Zamuner 2007	Ausente	Ausente	Ausente	Presente	Ausente
	<i>Cuneumxylon</i> Artabe et Brea 2003	Ausente	Presente	Ausente	Ausente	Presente
	<i>Tranquiloxyton</i> Herbs et Lutz 1995	Ausente	Presente	Ausente	Ausente	Presente
	<i>Rhexoxyton</i> Bancroft 1913 emend. Archangelsky et Brett 1961	Ausente	Presente	Presente	Presente	Presente

de formas lianescientes o trepadoras, pero siempre con un hábito muy delicado. El segundo caso, está constituido por formas arbustivas a arbóreas. Las esfenofitas con crecimiento secundario se extinguieron en el Mesozoico. Actualmente, sólo sobreviven las esfenofitas herbáceas. Es aceptado que el cámbium bifacial de las Sphenophyllaceae y Apocalamitaceae se desarrollaba de la misma manera que el cámbium bifacial de las lignofitas, a partir del procámbium. En el caso de las Apocalamitaceae se desarrolla un cámbium bifacial típico a partir de una eustela. En cambio, en Sphenophyllaceae hay un crecimiento desigual del xilema secundario:

A partir del cámbium localizado entre los polos protoxilemáticos de la protostela se desarrollan hileras de células xilemáticas secundarias de lumen amplio.

A partir del pericámbium localizado en los polos protoxilemáticos de la protostela se desarrollan hileras de células xilemáticas secundarias de lumen reducido.

Esto se distingue de lo que llamamos actividad diferencial del cámbium en el sentido de que ambos cámbiums producen células conductoras, si bien con características diferentes.

Se podría concluir, de acuerdo con las relaciones filogenéticas expresadas en la Fig. 12, que el origen del cámbium bifacial en las Sphenophyta es independiente con respecto a su aparición en las Lignophyta. La desaparición del carácter en las Sphenophyta más allá del Mesozoico temprano tal vez responda a que resultaba una adaptación para los linajes de las Apocalamitaceae y Sphenophyllaceae en un momento geológico determinado.

Cámbium unifacial (unifacialidad): Parecería ser un carácter distintivo del clado de las Isoetales, excepto porque dos familias dentro del Orden Equisetales tienen también crecimiento secundario por cámbium unifacial. En la actualidad no existen cámbiums que actúan de manera unifacial, por lo que se teoriza cómo es la forma de actuar de este cámbium en las formas fósiles. El cámbium bifacial produce tanto xilema como floema secundarios, y las iniciales cambiales pueden dividirse tanto periclinal como anti-clinalmente. El cámbium unifacial produce sólo xilema secundario, y las iniciales cambiales sólo se dividirían en la cara periclinal interna (Donoghue, 2005) (Fig. 7).

Actividad diferencial del cámbium (elementos

vasculares fragmentados radialmente): La actividad diferencial es una forma de desarrollo cambial que se encuentra presente en numerosas plantas actuales, mayormente en angiospermas. Es típico de lianas como *Aristolochia*, *Vitis*, *Anredera*, donde el cámbium interfascicular forma amplios radios de tejido parenquimático. En muchas leguminosas herbáceas como *Medicago sativa* (alfalfa), *Lotus corniculatus* y Lamiáceas (*Coleus*), el cámbium interfascicular forma principalmente esclerénquima hacia adentro y una pequeña cantidad de floema con escasos elementos cribosos hacia afuera (Fig. 8).

En el pasado este tipo de actividad cambial se registraba en todas las especies de *Medullosa* (Medullosales), *Pentoxylon* (Pentoxylales) y los géneros *Rhexoxylon*, *Cuneumxylon*, *Tranquiloxyton* y seguramente *Jeffersonioxylon* (Corystospermales), *Hermanophyton* (Hermanophytales), *Amosioxylon* (Austrocalyxaceae) y las Calamitaceae.

Actividad remanente del cámbium (elementos vasculares fragmentados tangencialmente): La fragmentación tangencial de los elementos axiales del cilindro vascular secundario está íntimamente relacionada con la polixilia tanto centrífuga como centripeta. Esto es así porque al parecer hay una separación de tejido parenquimático lignificado entre los sucesivos ciclos de xilema y floema secundarios. Este tejido parenquimático en el caso de la polixilia centrífuga podría ser en realidad el mismo floema secundario que sólo esté conformado por parénquima floemático (Artabe & Brea, 2003).

En el caso de la polixilia centripeta, la capa de tejido parenquimático estaría vinculada a un tipo de cámbium, denominado remanente. Este cámbium genera una capa de tejido parenquimático (=parénquima de dilatación, *sensu* Brett, 1968; Zamuner, 1991) que separa los tejidos vasculares centripetos de los centrífugos. Tendría su origen en la reactivación mitótica de las células del parénquima leñoso del xilema centripeto.

Cámbiums supernumerarios o sucesivos (polixilia): Los cámbiums supernumerarios, o también llamados sucesivos, conducen a la presencia de varios ciclos de xilema y floema secundarios, de dirección de crecimiento normal.

En las primeras etapas de desarrollo del tronco, hay un cilindro cambial, el que cesaría su actividad luego de funcionar por dos o tres años. Posteriormente un segundo cilindro de cámbium se forma a partir de

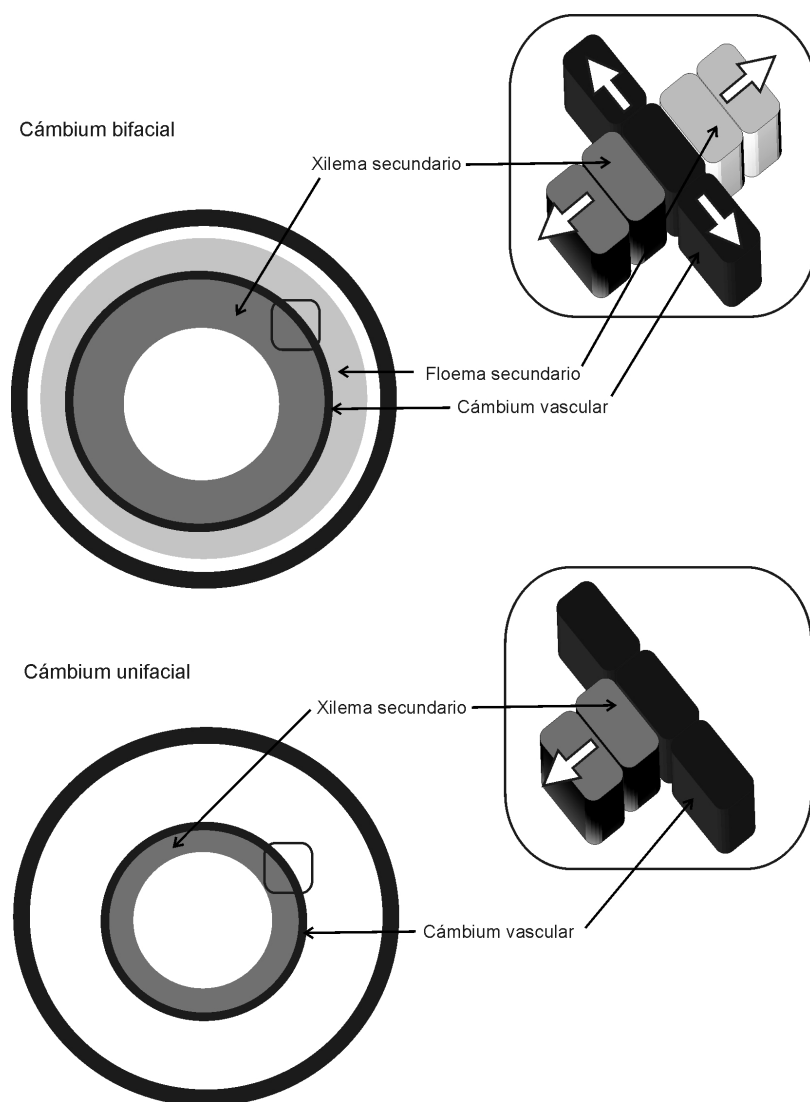


Fig. 7. Diferencias entre el cambium bifacial y el cambium unifacial. El cambium bifacial produce tanto xilema como floema secundarios, y las iniciales cambiales son capaces de dividirse tanto periclinalmente (produciendo células que se diferencian en tejidos secundarios) como anticlinalmente (produciendo nuevas iniciales cambiales). El cambium unifacial produce solo xilema secundario y las iniciales cambiales se dividen sólo periclinalmente, limitando la expansión del cilindro cambial y la producción de leño (Modificado de Donoghue, 2005).

las células parenquimáticas corticales más internas. Estas células parenquimáticas pasan por divisiones periclinales para dar origen a células que se lignifican, abaxialmente, y células cambiales, adaxialmente. Las células cambiales se dividen periclinalmente dando origen a haces vasculares individuales con xilema y floema secundarios. Más tarde este cambium fascicular queda unido por un cambium

interfascicular. A lo largo de la vida de la planta se irán generando de este modo cámbiums que formarán sucesivos anillos de xilema y floema (Rajput y Rao, 2003) (Fig. 9). Muchos autores utilizan el término polixilia (*e. g.* Rao, 1974; Stevenson, 1990; Taylor *et al.*, 2009) o polixilia centrífuga (*e. g.* Hermsen *et al.*, 2006; Artabe *et al.*, 2005) para este patrón.

Carlquist (2007a) realizó una interpretación

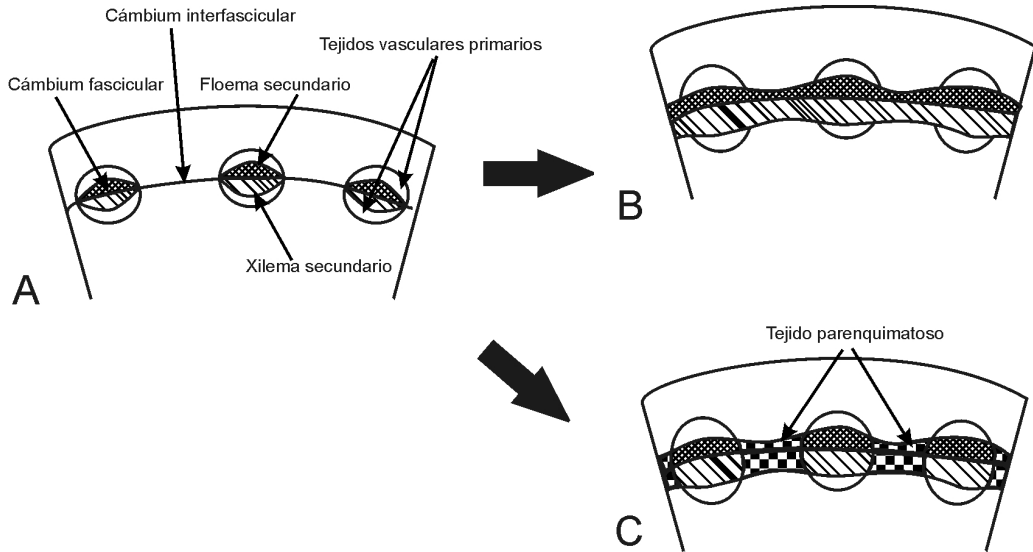


Fig. 8. Esquemas comparando la actividad normal y diferencial del cámbium. **A:** Desarrollo, a partir del procámbium, del cámbium fascicular. Éste genera xilema y floema secundarios. **B:** En un tallo con actividad normal del cámbium, se diferencia, a partir del parénquima entre los haces vasculares primarios, un cámbium interfascicular. Éste forma también xilema y floema secundarios. **C:** En un tallo con actividad diferencial del cámbium, en cámbium interfascicular forma tejidos parenquimáticos y/o esclerenquimáticos secundarios (=tejido parenquimatoso).

diferente para el desarrollo de la polixilia, en la que existiría una zona externa (*master cámbium*) activa mitóticamente de manera ininterrumpida, que genera capas de cámbium en dirección centripeta.

Los cámbiums sucesivos están presentes en muchas familias de angiospermas, *e.g.* Acanthaceae, Aizoaceae, Amaranthaceae, Chenopodiaceae, Combretaceae, Convolvulaceae, Loganiaceae, Menispermaceae, Nyctaginaceae, Verbenaceae (Balfour, 1965; Schmitz *et al.*, 2008; Grosso, 2006; Rajput, 2001, 2002; Terrazas *et al.*, 2011; den Outer & van Veenendaal, 1995; van Veenendaal & den Outer, 1993; Rajput & Rao, 2003; Jacques & De Franceschi, 2007; Carlquist, 2004, 2007b; Schweingruber, 1992, 2007) y en algunos representantes de las gimnospermas vivientes, como *Gnetum* y *Welwitschia* (Carlquist & Gowans, 1995; Carlquist, 1996), las Cycadaceae y algunas Zamiaceae (Terrazas, 1991; Greguss, 1968).

En el registro fósil se observa que la polixilia estaba generalizada en las pteridospermas y cycadales (Nishida *et al.*, 1991; Artabe & Stevenson, 1999; Artabe *et al.*, 1999, 2004, 2005; Artabe & Brea, 2003; Zhang *et al.*, 2006; Hermesen *et al.*, 2006; Taylor *et al.*, 2009).

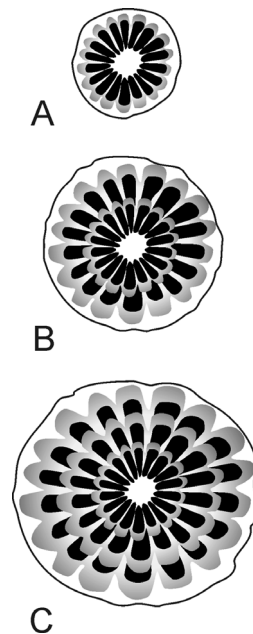


Fig. 9. Desarrollo de los sucesivos ciclos de cambium y los tejidos vasculares asociados (floema secundario en gris, xilema secundario en negro) en el tallo de *Cocculus hirsutus* (Menispermaceae) (Modificado de Rajput y Rao, 2003).

Orientación inversa (tejidos vasculares centripetos): La producción de floema y xilema secundarios centripetos se debe a un cámbium atípico, que recibe la denominación de cámbium inverso, porque produce tejidos vasculares hacia la médula (dirección opuesta a la observada en un crecimiento secundario normal). El desarrollo del cámbium inverso está íntimamente relacionado con la presencia de haces primarios bicolaterales. Este tipo de haces presenta floema a ambos lados del xilema. El cámbium fascicular se encuentra entre el xilema y el floema externo; según Strasburger (2004) también hay algún cámbium entre el xilema y el floema interno. Actualmente, se lo puede hallar en el tallo de ciertas dicotiledóneas, en algunos casos caracterizando familias enteras, en otras ocasiones restringido a ciertos géneros o especies (Metcalf & Chalk, 1950, 1983; Hayden & Hayden, 1994). Los ejemplos mejor conocidos incluyen las Cucurbitaceae, las familias del Orden Myrtales, y varias familias de astéridas (Hayden & Hayden, 1994). Cabe destacar que el desarrollo de cámbium en la porción más interna de los haces bicolaterales no se conoce para Cucurbitaceae y Myrtales, pero sí ocurre en algunos miembros de las Apocynaceae, Asclepiadaceae, Convolvulaceae, Gentianaceae, Loganiaceae, Solanaceae y las familias no astéridas de las Polygonaceae y Euphorbiaceae. Entre estas familias, la producción de xilema inverso que resulte en la formación de haces medulares centripetos ha sido mencionada esporádicamente (Hayden & Hayden, 1994).

En el caso de la Euphorbiaceae *Croton glandulosus* Linnaeus 1753, el origen del cámbium

vascular localizado entre las células más jóvenes del metaxilema y el floema externo procede de manera totalmente normal. Sin embargo, ocurre un desarrollo atípico entre el protoxilema y el floema interno. La actividad combinada de los cámbiums normal e inverso transforma el sistema vascular de la planta desde una eustela de haces bicolaterales a un cilindro vascular de xilema y floema secundarios con el agregado de haces medulares “anómalos”. Estos haces medulares consisten en las células originales de floema primario interno más los tejidos vasculares adicionales. El meristema responsable del crecimiento secundario perimedular se presenta como cordones discretos de cámbium originados entre los primeros elementos del protoxilema y las células más externas del floema primario interno. El crecimiento secundario perimedular está restringido a los haces medulares (Fig. 10). Las células de las regiones interfasciculares se mantienen inactivas o, en los tallos viejos y robustos, estallan por la proliferación de células formadas en la porción interna del haz bicolateral (Hayden & Hayden, 1994).

Si evaluamos esta variante cambial en un sentido stratigráfico, observamos que en el pasado la presencia de cámbium inverso era más generalizada que en la actualidad. En todas las especies del género *Medullosa* (Medullosales), los géneros *Rhexoxylon* y *Elchaxylon* (Corystospermales), *Pentoxylon* (Pentoxylales), *Lioxylon*, *Fascivarioxylon*, *Neochamberlainia*, *Worsdellia* y *Menucoa* (Cycadales) se observan tejidos vasculares secundarios centripetos que han crecido hacia la médula. De éstos, sólo *Lioxylon* y *Fascivarioxylon* tienen un ciclo continuo de xilema

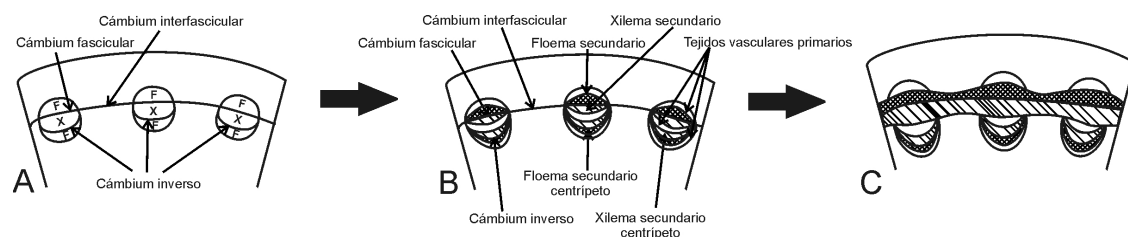


Fig. 10. Diagrama mostrando la actividad inversa del cámbium. **A:** En una eustela con haces bicolaterales, se desarrolla, a partir del procambium, un cámbium fascicular “normal” y un cámbium fascicular inverso. **B:** El cámbium fascicular “normal” comienza a desarrollar xilema secundario hacia el centro del tallo y floema secundario hacia la periferia. El cámbium inverso comienza a generar xilema secundario externamente y floema secundario internamente. **C:** Comienza la actividad del cámbium interfascicular, que sólo actúa de manera centrífuga, por lo que se genera un ciclo de tejidos vasculares secundarios que va creciendo de manera centrífuga. El cámbium inverso origina arcos de tejidos vasculares secundarios centripetos aislados, que van creciendo hacia la médula.

centrípeto (Jain, 1962; Zhang *et al.* 2006).

Puesto que las Medullosales, Corystospermales y Pentoxylales se extinguieron, sólo el linaje de las Cycadales dentro de las gimnospermas conserva en la actualidad el desarrollo del cámbium inverso. Asimismo, el xilema centrípeto en formas vivientes de las Cycadales es esporádico, distinguiéndose en la región basal de algunas especies de *Macrozamia*, *Lepidozamia*, *Encephalartos* y *Cycas* (Artabe *et al.*, 2005).

De los estudios anatómicos sobre el desarrollo de los tejidos vasculares centrípetos en medullosales, corystospermas y cycadales (Bancroft, 1913; Walton, 1923; Archangelsky & Brett, 1961; Zamuner, 1991; Artabe & Brea, 2003; Artabe *et al.*, 2005; Bodnar, 2008) se puede concluir que el crecimiento de los haces medulares y el xilema centrípeto es semejante a lo que fue descrito para angiospermas vivientes.

Sistema vascular medular: En las plantas con desarrollo de tejidos vasculares centrípetos se puede dar una complejización mucho mayor de los tallos, por el desarrollo de ciclos adicionales de cámbium normal e inverso. Esto culmina en la conformación de dos sistemas vasculares secundarios, que coexisten en un mismo tronco: el sistema medular y el sistema cilíndrico. El sistema medular se ha registrado en formas pérmicas de Medullosales, en Cycadales fósiles (*Charmorgia*, *Fascivarioxylon*, *Neochamberlainia*, *Worsdellia*, *Centricycas* y *Menucoa*) y actuales (*Lepidozamia*, *Encephalartos* y *Macrozamia*) y en Corystospermales (*Rhexoxylon*). Entre las angiospermas, un ejemplo es el explicado previamente de *Croton glandulosus* (Euphorbiaceae).

El sistema medular tiene su origen en los tejidos vasculares secundarios centrípetos (=cámbium inverso). Está conformado por uno o más ciclos de haces dobles perimedulares con una porción centrípeta y una porción centrífuga. Una vez separados los tejidos centrípetos de los centrífugos, en el borde externo de los centrípetos aparece un nuevo ciclo de tejidos centrífugos, constituyendo haces perimedulares dobles. Sólo cuando hay haces perimedulares dobles, con una porción centrípeta y una porción centrífuga, se habla de un sistema vascular medular independiente del cilíndrico.

Su desarrollo ha sido intensamente estudiado en el género *Rhexoxylon* por diferentes autores (Archangelsky & Brett, 1961; Zamuner, 1991;

Artabe & Brea, 2003; Bodnar, 2008). Como ocurre en muchas plantas con haces primarios bicolaterales, en las etapas tempranas del crecimiento de los tallos de *Rhexoxylon* el cilindro vascular secundario consta de un ciclo vascular centrífugo-centrípeto. La actividad del cámbium se torna asimétrica, con un mayor desarrollo de los tejidos centrífugos que los centrípetos. El xilema (y floema) centrípeto se separa del centrífugo por el desarrollo de tejidos parenquimatosos (=actividad remanente) entre ellos. En todas las especies de *Rhexoxylon* —excepto *R. cortaderitaense*— durante las etapas tardías, en el borde externo del xilema (y floema) centrípeto comienza a desarrollarse xilema (y floema) centrífugo (=polixilia). Por esto, en la etapa madura, el cilindro vascular secundario consta de un sistema medular, formado por uno a más ciclos de haces perimedulares dobles centrípeto-centrífugos (Fig. 11).

DISCUSIÓN

LOS MODELOS EVOLUTIVOS

Los patrones observados en el flujo de las auxinas, descriptos tanto para las espermatofitas actuales como en el leño de *Archaeopteris* (progimnosperma del Devónico Tardío), sustentan firmemente la premisa de que los tejidos vasculares secundarios en todas las lignofitas, habrían sido regulados por los mismos mecanismos de control genético y fisiológico (Rothwell & Lev-Yadun, 2005). En la hipótesis filogenética presentada en la Fig. 12 el patrón en espiral aparece como una sinapomorfía de todas las lignofitas.

Por otro lado, si consideramos las variantes cambiales estudiadas con respecto a su posición en el árbol filogenético de las plantas vasculares (Fig. 12), podemos concluir que cada una fue adquirida de manera independiente en cada linaje, lo que ya había sido señalado por Carlquist (1988). A pesar de ello, los procesos ontogenéticos implicados son comparables, como se sugiere más adelante en este trabajo. Además, el origen y diversificación de cada una de las variantes, podría tener una íntima relación con eventos heterocrónicos y heterotópicos.

La heterocronía y la heterotopía (incluyendo a la homeosis) tradicionalmente han sido consideradas cambios *evo-devo*. Bateman (1994) define un cambio *evo-devo* como cualquier cambio genético

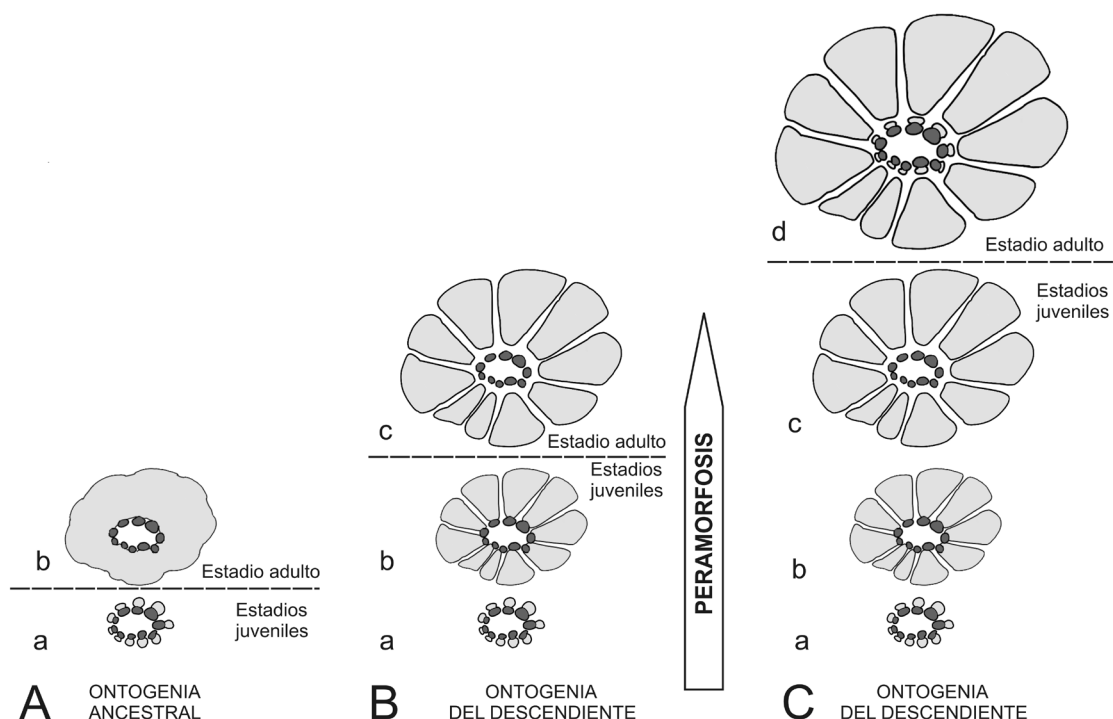


Fig. 11. Evolución del sistema medular, mediante la comparación de las secuencias de desarrollo de tres taxones de Corystospermales. **A:** *Elchaxylon zavattierae*. **B:** *Rhexoxylon cortaderitaense*. **C:** *Rhexoxylon pianitzkyi*. Blanco → parénquima y esclerénquima, Gris claro → tejidos vasculares centrífugos (producidos por el cámbium normal), Gris oscuro → tejidos vasculares centrípetos (producidos por el cámbium inverso). En el primer estadio (a), dos anillos cambiales, alrededor de los haces vasculares primarios, dan origen a cantidades iguales de tejidos vasculares centrífugos (anillo cambial normal) y centrípetos (anillo cambial inverso). En la fase siguiente (b) los anillos cambiales producen un desarrollo diferencial en la parte centrífuga. La fase adulta de A (*Elchaxylon zavattierae*) consiste en un cilindro vascular de tejidos vasculares secundarios centrífugos más un ciclo de tejidos vasculares centrípetos. En la ontogenia de los descendientes (B y C) se agregan etapas (peramorfosis). En el estadio (b) de *Rhexoxylon cortaderitaense* y *R. pianitzkyi*, el tejido vascular centrípeto se separa del centrífugo debido al desarrollo de parénquima de dilatación entre ellos (resultado de la actividad del cámbium remanente). La fase adulta de *R. cortaderitaense* (B.c) consiste en un ciclo de grandes cuñas de tejidos vasculares secundarios separado por una barra tangencial de parénquima de un ciclo de tejidos vasculares centrípetos. El desarrollo de *R. pianitzkyi* (C) se alarga aún más y en una etapa ulterior, tejidos vasculares centrífugos crecen en el margen interno de los tejidos vasculares centrípetos generando un ciclo de haces perimedulares dobles (C.d).

expresado fenotípicamente, que se produce en un linaje y que altera profundamente la forma y/o el tamaño de cualquier estadio ontogenético del descendiente en relación al ancestro.

La heterocronía es el cambio en la tasa relativa y el ritmo del desarrollo del descendiente en relación con el ancestro (Haeckel, 1866; de Beer, 1958). Incluye dos tipos de patrones: pedomorfosis y peramorfosis.

La pedomorfosis es la retención de caracteres juveniles ancestrales en la fase adulta del descendiente (Garstang, 1928). Este patrón puede

ser alcanzado mediante tres procesos: post-desplazamiento, progénesis y neotenia. Post-desplazamiento significa el retraso del punto de inicio del desarrollo de ciertas estructuras (Alberch *et al.*, 1979), y progénesis implica la aceleración en la maduración sexual con respecto al desarrollo somático (=punto de finalización temprano) (Giard, 1887). La neotenia es la desaceleración de la tasa de desarrollo (Kollman, 1885).

En cambio, la peramorfosis es la presencia de la morfología adulta ancestral en un estadio juvenil

del descendiente, lo que resulta en un descendiente que tiene una morfología más diferenciada que la del ancestro (Alberch *et al.*, 1979). Puede ser causada por tres procesos: predesplazamiento, hiper morfosis y aceleración. Predesplazamiento es el comienzo temprano del desarrollo de una estructura en comparación con el desarrollo del organismo entero (Alberch *et al.*, 1979). La hiper morfosis consiste en la extensión del período juvenil de crecimiento, causada por un retraso en la maduración sexual (de Beer, 1930). Por último, la aceleración es el incremento en la tasa de desarrollo morfológico (Cope, 1887).

El segundo tipo de cambio *evo-devo* es la heterotopía o cambio en el patrón espacial de los procesos del desarrollo (Haeckel, 1866). De acuerdo a Baum & Donoghue (2002) hay dos tipos de heterotopía: *homeoheterotopía*, que es la transferencia de la identidad genética entre los tejidos u órganos preexistentes, y *neoheterotopía*, que es la aparición de tejidos u órganos en una posición nueva. Según Baum & Donoghue (2002), homeosis -definida por Bateson (1894) como el reemplazo de una estructura por otra- es la categoría de homeoheterotopía en la que todos los aspectos de identidad de una estructura son conferidas a la estructura receptora.

Teniendo en cuenta estos términos, se pueden trazar los siguientes modelos para el origen y diversificación de las variantes cambiales.

Unifacialidad

De acuerdo a las hipótesis filogenéticas propuestas para las plantas vasculares (Fig. 12), el cambium unifacial de Lycophyta no es homólogo al cambium unifacial que está presente en algunas Euphyllophyta, evolucionó independientemente en cada linaje (Fig. 12).

Tanto las licofitas como las esfenofitas arborescentes, caracterizadas por el cambium unifacial, están totalmente extintas. Tal vez el cambium unifacial que existe hoy en día es el que presenta el género *Isoetes*, que además es el único representante del clado de las licofitas arbóreas que vive en la actualidad. Sin embargo, la actividad del cambium vascular del tallo de *Isoetes* no sería del todo equivalente al cambium unifacial, ya que externamente genera tejido cortical e internamente tejido vascular compuesto por traqueidas y tubos cribosos entremezclados, el que recibe el nombre

de tejido prismático.

De acuerdo a las hipótesis filogenéticas de Kenrick & Crane (1997), el cambium bifacial aparece en la base del clado de las Sphenophyta, por lo que el cambium unifacial de las Archaeocalamitaceae y Calamitaceae sería derivado de aquel. Pero ¿cómo se habría originado este tipo de cambium que sólo produce xilema secundario? En este caso las células cambiales detendrían las divisiones en la cara periclinal externa, lo que no se sabe es si esta interrupción es progresiva o repentina en el desarrollo. En general, para cualquier planta con desarrollo de cambium bifacial, lo normal es que se produzca menos floema secundario que xilema secundario. Esto ocurre porque en el crecimiento secundario por cada capa de células xilemáticas no se desarrolla una capa de células floemáticas. Esta proporción es, por lo menos, que cada dos capas de xilema se produce una de floema. Si este porcentaje aumenta en detrimento del floema, o sea, que en el crecimiento el cambium se saltee cada vez más etapas en las que se genera una capa de células del floema, podemos visualizar el origen del cambium unifacial a partir de un cambium bifacial. Esta delección de etapas se podría producir por la aceleración de la tasa de crecimiento, y por ende podría corresponder a un proceso heterocrónico, en particular a un patrón peramórfico.

Desde el punto de vista del registro geológico, el cambium unifacial de las licofitas y esfenofitas arborescentes se origina después (Devónico Tardío) que el cambium bifacial (Devónico Medio/Tardío) que aparece por primera vez en las progimnospermas (Lignofitas). Las Lepidodendrales, Pleuromeiales, Isoetales, Archaeocalamitaceae y Calamitaceae consiguen la arborescencia y el aumento del diámetro por crecimiento primario epidogenético, más que por el cambium unifacial. No se produjo diversificación significativa de este carácter, además estos clados sufrieron una marcada declinación. Por esto, es plausible pensar que la arborescencia alcanzada mediante el cambium bifacial haya sido clave en el éxito ulterior de las lignofitas.

Fragmentación radial de elementos vasculares (actividad diferencial del cambium)

La actividad diferencial del cambium, así como las variantes cambiales que siguen, se han originado a partir del un cambium bifacial típico (ver Fig. 6 y Fig. 12).

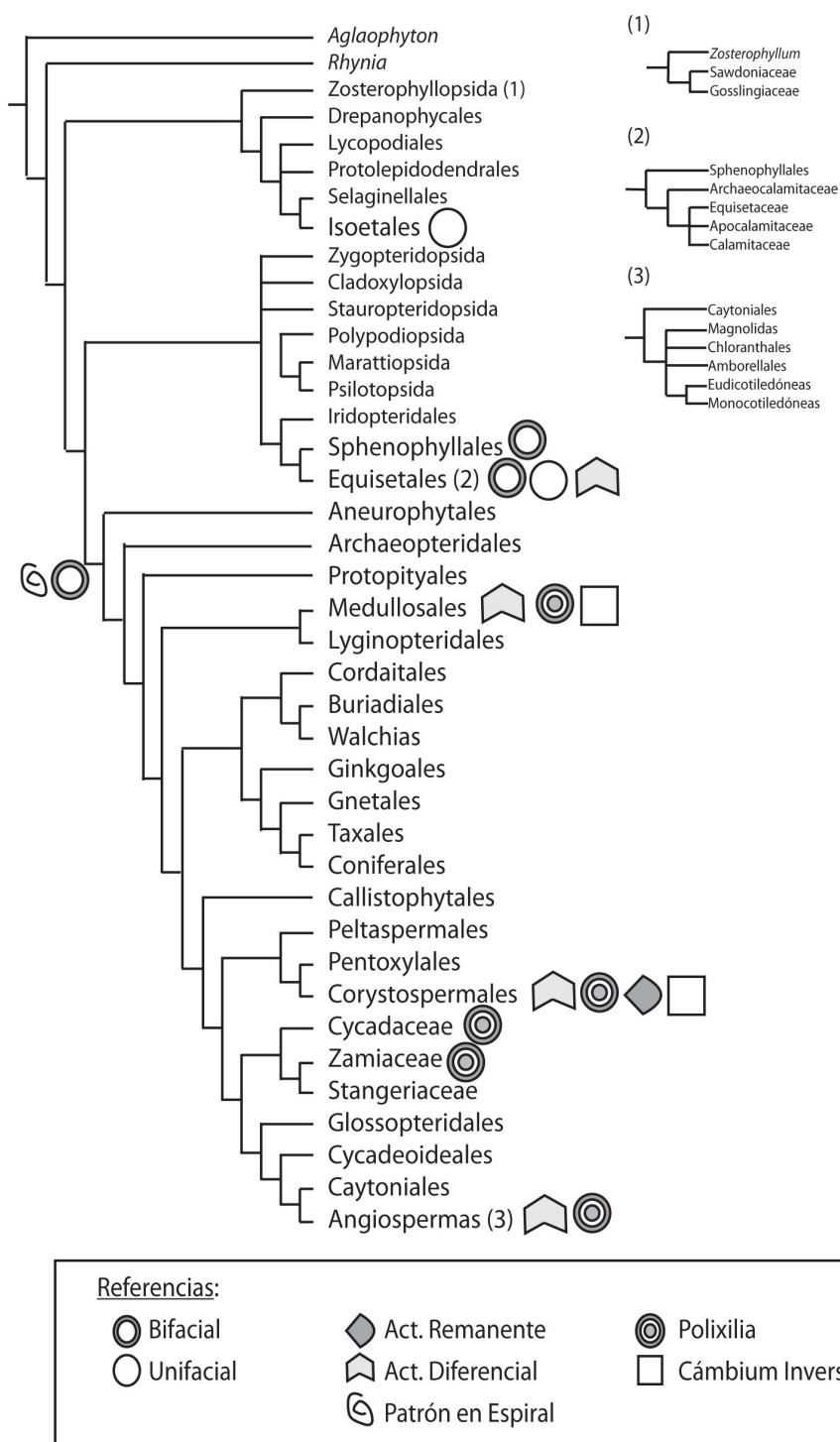


Fig. 12. Hipótesis de las relaciones filogenéticas de plantas vasculares. La figura presenta el consenso estricto de los 15 árboles más parsimoniosos obtenidos a partir del análisis la matriz de la Tabla 3, y muestra el mapeo de los caracteres relacionados con la actividad del cámbium.

El proceso ontogénico implicado en el origen de la actividad diferencial es un cambio en la función del cámbium interfascicular, que en vez de generar tejidos vasculares secundarios conductores (células xilemáticas y floemáticas), forma un tejido de relleno y/o sostén, conocido como parenquimatoso (células parenquimáticas, esclerenquimáticas e idioblastos). En el marco de la biología *evo-devo*, este es un reemplazo de un tipo tisular por otro, es decir, un cambio homeótico. Las formas carboníferas de Medullosales (*Medullosa noei*, *M. steinii*, *M. endocentrica*, *M. thomsoni*, *M. primaeva*) muestran sistemas vasculares cilíndricos constituidos por segmentos separados, como resultado de que el cámbium interfascicular forma abundante parénquima secundario. En las formas pérmicas, se puede ver una disminución de la fragmentación de los elementos vasculares. Así en *Medullosa solmsii* está formado por 8 a 12 segmentos vasculares, en *M. leuckharti* hay 4 segmentos vasculares, y en *M. stellata* y *M. porosa* el sistema cilíndrico no es disecto.

La topología del cladograma de Crystospermaceae obtenido en el presente análisis es coherente con las series de transformación propuestas por Artabe & Brea (2003) y Artabe & Zamuner (2007): la serie *cuneumxyloide* (*Cuneumxylon* y *Tranquiloxyloide*), caracterizada por el xilema primario endarco, cuñas centrífugas de xilema secundario separadas por radios parequimatosos y polixilia centrífuga, y la serie *rhexoxyloide* (*Rhexoxyloide* y *Elchaxylon*), donde se observa la presencia de xilema primario mesarco, cuñas de xilema secundario centrífugo separadas por radios parenquimatosos, polixilia centrífuga, xilema secundario centripeto y haces perimedulares dobles. La única diferencia entre esta propuesta y nuestra hipótesis filogenética es que en la última *Elchaxylon* aparece como basal a los dos linajes, por lo que la condición ancestral del resto de las crystospermas es la de un cilindro vascular secundario no disecto.

Polixilia (cámbiumes supernumerarios o sucesivos)

La polixilia centrífuga implica la aparición de meristemas secundarios nuevos. Con respecto a la condición ancestral, que es la existencia de un único cambium, este patrón puede ser interpretado como un evento heterotópico.

En las dos series de transformación evolutiva

propuestas por Artabe *et al.* (2005) para el clado Zamiaceae-Encephalartoidea dentro de las cycadales (Encephalarteae y Diooeeae) hay un incremento de la polixilia centrífuga: se irían agregando cámbiums hasta llegar al máximo observado (seis en *Brunoa*).

Por otro lado, en la hipótesis evolutiva planteada para el cilindro vascular secundario de las *crystospermas* por Artabe & Brea (2003) se observa también un incremento de la polixilia centrífuga en las dos series de transformación principales (*rhexoxyloide* y *cuneumxyloide*).

Orientación inversa (cámbium inverso)

El desarrollo de un cámbium inverso (también denominado polixilia centripeta ya que involucra la adición de un anillo cambial) corresponde, como el caso anterior, a la aparición de meristemas secundarios nuevos, y puede ser interpretada como un evento heterotópico.

Dentro de las Medullosales se aprecia una complejización de los tallos por aumento de la actividad inversa del cámbium. Las formas carboníferas como *Medullosa noei*, *M. endocentrica* y *M. steinii*, exhiben un anillo cambial centrípeto y otro centrífugo. Por otra parte, las especies pérmicas muestran una organización más complicada: *M. stellata* y *M. porosa* presentan dos ciclos de tejidos vasculares centrípetos y dos centrífugos (Fig. 13). Worsdell (1896, 1906) sugirió que las Cycadales habrían derivado de las medullosas por pérdida progresiva de los tejidos vasculares centrípetos.

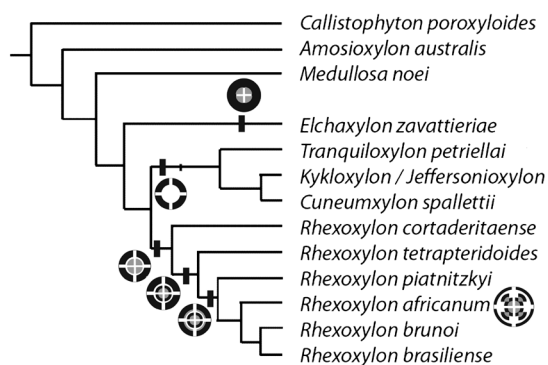


Fig. 13. Único árbol más parsimonioso obtenido a partir del análisis la matriz de la Tabla 5, indicando la evolución del sistema vascular secundario en las *Corystospermales*.

Tabla 4. Lista de caracteres utilizados para el análisis filogenético de los taxones de troncos de *Corystospermaceae*.

Caracteres/ Estado	0	1	2	3
1. Proporción médula/cilindro vascular	mayor que 0,1	menor que 0,1		
2. Cavidades secretoras en la médula	presentes	ausentes		
3. Nidos escleróticos en la médula	ausentes	presentes		
4. Elementos vasculares en la médula	presentes	ausentes		
5. Radios parenquimatosos (no ordenado)	anchos	angostos	ausentes	
6. Relación entre el xilema centripeto y el xilema centrifugo	contiguos	separados		
7. Xilema primario	mesarco	endarco		
8. Engrosamientos de las traqueidas del xilema primario (no ordenado)	espiralados	escalariformes	reticulados	
9. Leño	manoxílico	picnoxílico		
10. Anillos de crecimiento (no ordenado)	ausentes	continuos	discontinuos y desplazados	discontinuos y concordantes
11. Traqueidas del leño en sección transversal (no ordenado)	cuadrangulares	poligonales	redondeadas	
12. Parénquima axial	ausente	presente		
13. Número de series de las punteaduras (no ordenado)	multiseriadas	mayormente biseriadas	uniseriadas a biseriadas	uniseriadas
14. Arreglo de las punteaduras	denso	contiguo	espaciado	
15. Morfología de las punteaduras (no ordenado)	hexagonales	achatadas	circulares	
16. Disposición de las punteaduras	alternas	opuestas		
17. Morfología del poro	elíptico	circular		
18. Engrosamientos terciarios	ausentes	presentes		
19. Tipo de punteaduras de los campos de cruzamiento	areoladas	simples		
20. Número de punteaduras por campo de cruzamiento	más de 3	menos de 3		
21. Morfología de la punteaduras de los campos de cruzamiento (no ordenado)	circular	ovalada	elíptica	
22. Radios leñosos	heterocelulares	homocelulares		
23. Número de series de los radios (no ordenado)	multiseriados	uni y biseriados	sólo uniseriados	
24. Altura de los radios	cortos	medianos a largos		
25. Polixilia centripeta	presente	ausente		
26. Sistema medular (ordenado)	ausente	un ciclo completo	un ciclo completo y otro incompleto	dos ciclos completos
27. Polixilia centrifuga (ordenado)	ausente	en arcos poco frecuentes	en arcos muy recuentes	en anillos

Posteriormente Artabe *et al.* (2005) al comparar los tallos fósiles de cycadales con los actuales, notaron que la cantidad de xilema centripeto disminuye gradualmente desde *Fascivarioxylon* (Jurásico) hacia *Neochamberlainia-Worsdellia* (Cretácico) hasta *Menucoa* (Cenozoico) y por último en las formas vivientes, donde el carácter se vuelve relictual.

En la base de la filogenia de las *corystospermas* (Fig. 13) se separa *Elchaxylon zavattieriae* del resto de los taxones de troncos. Los ejes adultos de *Elchaxylon* tienen un ciclo de tejidos centripetos unido a los centrifugos. Luego, en el cladograma, se distinguen dos linajes derivados (i.e. *cuneumxyloide* y *rhexoxyloide*) en donde se observan los siguientes

Tabla 5. Matriz de datos utilizada en el análisis filogenético de las *Corystospemaceae*.

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27
<i>Callistophyton poroxyloides</i>	0	0	0	1	2	?	0	[0-1]	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	?	0
<i>Medullosa noei</i>	0	0	1	0	0	0	0	?	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0
<i>Amosioxylon australis</i>	?	1	0	0	0	0	0	?	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0
<i>Tranquiloxyton petriellai</i>	0	1	1	0	1	?	1	0	1	2	1	0	2	2	1	0	1	0	1	1	?	1	1	1	1	0	2
<i>Cuneumxyton spalletti</i>	1	1	0	0	1	?	1	?	1	3	0	0	2	[1-2]	[0-1]	0	1	0	1	0	0	1	2	1	1	0	3
<i>Kykoxyton/ Jeffersonioxylon</i>	1	0	1	1	1	?	1	[1-2]	1	3	1	0	2	[1-2]	2	[0-1]	1	0	1	0	[0-1]	1	2	0	1	0	2
<i>Elchaxyton zavattieriae</i>	0	1	0	0	2	0	1	?	1	1	0	1	2	[0-1]	[1-2]	[0-1]	1	0	1	1	[0-1]	1	2	1	0	0	0
<i>Rhexoxyton cortaderitaense</i>	0	0	1	1	0	1	0	?	1	2	1	0	1	[0-1]	[0-1]	0	1	0	1	1	[0-1]	1	1	1	0	0	1
<i>Rhexoxyton tetrapteridoides</i>	0	0	1	0	0	1	0	?	1	2	2	0	1	0	[0-1]	0	1	0	1	1	0	1	2	0	0	1	1
<i>Rhexoxyton pianitzkyi</i>	0	0	1	0	0	1	0	0	1	2	2	0	2	0	1	0	1	1	1	1	[0-1]	1	2	1	0	2	1
<i>Rhexoxyton braslense</i>	0	0	1	1	0	1	0	?	1	2	1	0	1	[0-1]	0	0	1	0	1	1	?	1	2	1	0	2	2
<i>Rhexoxyton brunoi</i>	0	0	0	1	0	1	0	?	1	3	2	0	3	1	[1-2]	1	1	1	1	1	1	1	2	1	0	2	2
<i>Rhexoxyton africanum</i>	0	0	1	0	0	1	0	?	1	2	2	0	2	[1-2]	[1-2]	[0-1]	1	0	1	1	[0-1]	1	2	1	0	3	2

patrones: una pérdida de los elementos vasculares centripetos en el primero, y un aumento de la cantidad de estos elementos en el segundo.

Fragmentación tangencial de los elementos vasculares (actividad remanente del cambium)

Entre el xilema secundario centrífugo y centripeto, aparecen tejidos de relleno y/o sostén (=parénquima de dilatación) en forma de arcos, que son producidos por células parenquimáticas del mismo leño que reanudan su actividad meristemática. En la ontogenia típica no hay tejido en la posición que ocupa el parénquima de dilatación en los tallos de corystospermas. Por esto, este evento puede ser explicado vía heterotopía.

La fragmentación tangencial de los elementos vasculares se observa sólo en el linaje rhexoxyloide, de la hipótesis filogenética propuesta en este trabajo (Fig. 13). *Elchaxylon zavattieriae* tiene los tejidos centripetos unidos a los centrífugos porque no se desarrolla parénquima de dilatación.

Sistema vascular medular

El sistema medular ha sido estudiado en profundidad en las Corystospermales. Caracteriza a todas las especies del género *Rhexoxylon*, excepto a *R. cortaderitaense* (la especie más basal del género, de acuerdo a la filogenia presentada). En las etapas tempranas del desarrollo de esta especie, el cilindro vascular secundario consta de un ciclo vascular centrífugo-centripeto. La actividad del cambium se torna asimétrica, con un mayor desarrollo de los tejidos centrífugos respecto de los centripetos. El xilema (y floema) centripeto se separa del centrífugo por el desarrollo de tejidos parenquimatosos (=actividad remanente) entre ellos. Aquí culmina el desarrollo de los tallos de *R. cortaderitaense*, que, si bien siguen creciendo en espesor, no sufren más diferenciaciones morfológicas. En las restantes especies de *Rhexoxylon* durante las etapas tardías, en el borde externo del xilema (y floema) centripeto comienza a desarrollarse xilema (y floema) centrífugo. Por esto, en la etapa madura, el cilindro vascular secundario consta de un sistema medular, formado por uno a más ciclos de haces perimedulares dobles centripeto-centrífugos.

Entre las formas con sistema medular, *R. tetrapteridoides* es la menos compleja. Las ontogenias de las otras especies muestran un incremento progresivo en la complejidad del sistema

medular, evidenciado en un aumento del número de ciclos de haces perimedulares. Esto indicaría una adición de estadios ontogenéticos con respecto a *R. cortaderitaense*. *R. tetrapteridoides* se encuentra basal con respecto a *R. brasilense*, *R. pianitzkyi*, *R. africanum* y *R. brunoi*. Estas especies presentan etapas del desarrollo adicionales en comparación con la ontogenia de *R. tetrapteridoides*, ya que muestran el crecimiento de un nuevo ciclo de tejido vascular centripeto en todas las cuñas centrífugas. Dicha transformación (*R. tetrapteridoides* → *R. brasilense*, *R. pianitzkyi*, *R. africanum* y *R. brunoi*), se podría interpretar como un patrón heterocrónico, en particular peramórfico.

CONCLUSIONES

A partir del panorama expuesto en este trabajo, podemos concluir que las variaciones anatómicas puntuales nos dan indicios de los procesos que subyacen al desarrollo del cambium. El hallazgo del patrón en espiral en leños triásicos es una evidencia a favor de que los mismos procesos fisiológicos que regulan el crecimiento de leños actuales han existido a lo largo del registro geológico, apoyando las ideas de Rothwell & Lev-Yadun (2005).

Con respecto a las variantes cambiales, podemos concluir que existió una divergencia principal entre el cambium unifacial presente en las lycophytas y el cambium bifacial de las lignofitas (que aparece en algunos grupos de esfenofitas). De acuerdo a Savidge (2001) los mecanismos regulatorios que operaron en la formación del cambium unifacial son diferentes que los que operan en el desarrollo del cambium bifacial. Todas las demás variantes (diferencial, remanente, polixilia, inverso, sistema medular) tienen como condición ancestral el crecimiento secundario típico (bifacial, único, centrífugo y uniforme) y se originaron vía heterotopía.

Aunque cada una de dichas variantes cambiales se adquirió convergentemente en cada linaje, su evolución en todos los clados podría haber estado íntimamente relacionada con alteraciones en el desarrollo. En el pasado geológico, las variantes cambiales estaban muy generalizadas en gimnospermas. En la actualidad, su presencia en este grupo es reducida, en parte debido a la extinción de muchos linajes gimnospermicos.

Las variantes del cámbium habrían tenido un valor adaptativo que otorgaba a las licofitas, esfenofitas y gimnospermas fósiles la posibilidad de dominar en condiciones ambientales particulares del Paleozoico y Mesozoico, como las que reinaban en los bosques pantanosos carboníferos y los bosques subtropicales estacionales triásicos. En el presente, ecosistemas análogos a aquellos son habitados principalmente por angiospermas, en las que se puede observar una gran variabilidad en el desarrollo secundario.

AGRADECIMIENTOS

Las autoras desean agradecer a la Dra. Analía Artabe por la lectura crítica del manuscrito, y a los revisores anónimos por sus valiosas sugerencias.

BIBLIOGRAFÍA

- ALBERCH, P., S. J. GOULD, G. F. OSTER & D. B. WAKE. 1979. Size and shape in ontogeny and phylogeny. *Paleobiology* 5: 296–317.
- ARCHANGELSKY, S. & D. W. BRETT. 1961. Studies on Triassic fossil plants from Argentina. 1. *Rhexoxylon* from the Ischigualasto Formation. *Philos. T. R. S. Lon. B* 706: 1-19.
- ARCHANGELSKY, S. & E. R. DE LA SOTA. 1966. Estudio anatómico de una nueva *Lycopsida* del Pérmico de Bolivia. *Rev. Mus. de La Plata (n. s.)* 5: 17-26.
- ARTABE, A. E. & M. BREA. 2003. A New Approach to Corystospermales based on petrified stems from the Triassic of Argentina. *Alcheringa* 27: 209-229.
- ARTABE, A. E. & D. W. STEVENSON. 1999. Fossil Cycadales of Argentina. *Bot. Rev.* 65: 219-238.
- ARTABE, A. E. & A.B. ZAMUNER. 1991. Una nueva Equisetal del Triásico de Cacheuta, Argentina, con estructura interna preservada. *Ameghiniana* 28: 287-294.
- ARTABE, A. E. & A.B. ZAMUNER. 2007. *Elchaxylon*, a new corystosperm based on permineralized stems from the Late Triassic of Argentina. *Alcheringa* 31: 85-96.
- ARTABE, A. E., M. BREA, & A. B. ZAMUNER. 1999. *Rhexoxylon brunoi* n. sp., a new Triassic Corystosperm from the Paramillo Uspallata, Mendoza, Argentina. *Rev. Paleobot. Palyno.* 105: 63-74.
- ARTABE, A. E., A. B. ZAMUNER & D. W. STEVENSON. 2004. Two new petrified cycad stems, *Brunoa* gen. nov. and *Worsdellia* gen. nov., from the Cretaceous of patagonia, Argentina. *Bot. Rev.* 70: 121-133.
- ARTABE, A. E., A. B. ZAMUNER & D. W. STEVENSON. 2005. A new genus of Late Cretaceous cycad stem from Argentina, with reappraisal of known forms. *Alcheringa* 29: 87-100.
- ARTABE, A., A. B. ZAMUNER & D. W. STEVENSON. 2010. *Neochamberlainia*, a new name for *Chamberlainia* Artabe, Zamuner & D. W. Stev. (Zamiaceae) non *Chamberlainia* Grout (Brachytheciaceae). *Brittonia* 62: 95.
- BALFOUR, E. 1965. Anomalous secondary thickening in Chenopodiaceae, Nyctaginaceae and Amaranthaceae. *Phytomorphology* 15:111-22.
- BANCROFT, N. 1913. *Rhexoxylon africanum*, a new Medullosean stem. *Trans. Linn. Soc. Lon. Ser. 2 (Bot.)* 8: 87–103.
- BATEMAN, R. M. 1994. Evolutionary-developmental change in the growth architecture of fossil rhizomorphic lycopsids: scenarios constructed on cladistic foundations. *Biol. Rev.* 69: 527–597.
- BATEMAN, R. M. & W. A. DIMICHELE. 2002. Generating and filtering major phenotypic novelties: neoGoldschmidtian saltation revisited. En: CRONK, Q.C.B., R. M. BATEMAN & J. A. HAWKINS (eds.), *Developmental genetics and plant evolution*, pp. 109-159. Taylor & Francis, London.
- BATESON, W. 1894. *Materials for the study of variation: treated with especial regard to discontinuity in the origin of species*. Macmillan, London.
- BAUM, D. A. & M. J. DONOGHUE. 2002. Transference of function, heterotopy and the evolution of plant development. En: CRONK, Q.C.B., R.M. BATEMAN & J.A. HAWKINS (eds.) *Developmental genetics and plant evolution*, pp. 52-69. Taylor & Francis, London.
- BODNAR, J. 2008. *Rhexoxylon cortaderitaense* (Menéndez) comb. nov., a species of permineralized stems newly assigned to the Corystospermaceae, from the Triassic of Argentina. *Alcheringa* 32: 171-190.
- BODNAR, J. (en prensa). Estudios evolutivos-del desarrollo en tallos fósiles de Corystospermaceae (Corystospermales, Spermatopsida) *Contrib. MACN* 5.
- BODNAR, J. & A. E. ARTABE. 2007. Estudio sistemático y paleodendrológico del leño de una Cupressaceae triásica de la Formación Ischigualasto, provincia de San Juan, Argentina. *Ameghiniana* 44: 303-319.
- BONETTI, M. I. R. 1966. *Protojuniperoxylon ischigualastensis* sp. nov. del Triásico de Ischigualasto (San Juan). *Ameghiniana* 4: 211-218.
- BRETT, D. W. 1968. Studies on Triassic fossil plants from Argentina. III. The trunk of *Rhexoxylon*.

- Palaeontology* 11: 236-245.
- BRONGNIART, A. T. 1822. Sur la classification et la distribution des végétaux fossiles en général, et sur ceux des terrains de sédiments supérieur en particulier. *Mem. Mus. Nat. Hist. Nat. Paris* 8: 203-348.
- CARLQUIST, S. 1988. *Comparative Wood Anatomy. Systematic, Ecological, and Evolutionary Aspects of Dicotyledon Wood*. Springer-Verlag, Berlin.
- CARLQUIST, S. 1996a. Wood, bark, and stem anatomy of Gnetales: a summary. *Int. J. Plant Sci.* 157(6 suppl.): S58-S76.
- CARLQUIST, S. 1996b. Wood and stem anatomy of Menispermaceae. *Aliso* 14: 155-170.
- CARLQUIST, S. 2004. Lateral meristems, successive cambia and their products: a reinterpretation based on roots and stems of Nyctaginaceae. *Bot. J. Linn. Soc.* 146: 129-143.
- CARLQUIST, S. 2007a. Successive cambia revisited: ontogeny, histology, diversity, and functional significance. *J. Torrey Bot. Soc.* 134:301-332.
- CARLQUIST, S. 2007b. Successive cambia in Aizoaceae: products and process. *Bot. J. Linn. Soc.* 154: 141-155.
- CARLQUIST S. & D.A. GOWANS. 1995. Secondary growth and wood histology of *Welwitschia*. *Bot. J. Linn. Soc.* 118: 107-121.
- COPE, E. D. 1887. *The Origin of the Fittest*. Macmillan, New York.
- DE BEER, G. R. 1930. *Embryology and evolution*. Clarendon Press, Oxford.
- DE BEER, G. R. 1958. *Embryos and ancestors*, 3rd edition. Clarendon Press, Oxford.
- DEN OUTER, R. W. & W. L. H. VAN VEENENDAAL, 1995. Development of included phloem in the stem of *Combretum nigricans* (Combretaceae). *IAWA J.* 16: 151-158
- DONOGHUE, M. J. 2005. Key innovations, convergence, and success: macroevolutionary lessons from plant phylogeny. *Paleobiology* 31: 77-93.
- EGGERT, D. A. & N. Y. KANEMOTO. 1977. Stem phloem of a Middle Pennsylvanian *Lepidodendron*. *Bot. Gaz.* 138: 102-111.
- FAHN, A. 1990. *Plant anatomy*. Pergamon Press, Oxford.
- GARSTANG, W. 1928. The morphology of the Tunicata and its bearing on the phylogeny of the Chordata. *Q. J. Microsc. Sci.* 72: 51-54.
- GIARD, A. 1887. La castration parasitaire et son influence sur les caractères extérieurs du sexe male chez les crustacés décapodes. *Bull. Sci. Dep. Nord* 18: 1-28.
- GOLOBOFF, P.A., J.S. FARRIS & K. NIXON. 2008. TNT, a free program for phylogenetic analysis. *Cladistics* 24: 774-786.
- GROOVER, A. T. 2005. What genes make a tree a tree? *Trends Plant Sci.* 10: 210-214.
- GREGUSS, P. 1968. *Xylotomy of the living cycads with a description of their leaves and epidermis*. Akademiai Kiadó, Budapest.
- GROSSO, M. A. 2006. Crecimiento secundario inusual en raíz principal de *Pfaffia gnaphalioides* (L. Fil.) Mart. (Amaranthaceae). *Acta Bot. Bras.* 21: 21-26
- HAECKEL, E. 1866. *Generelle Morphologie der Organismen*, Vols. 1-2. Georg Reimer Verlag, Berlin.
- HAYDEN S. M. & W. J. HAYDEN. 1994. Stem development, medullary bundles, and wood anatomy of *Croton glandulosus* var. *septrionalis* (Euphorbiaceae). *IAWA J.* 15: 51-63.
- HEJNOWICZ, Z. & E. U. KURCZYNSKA. 1987. Occurrence of circular vessels above axillary buds in stems of woody plants. *Act. Soc. Bot. Pol.* 56: 415-419.
- HERBST, R. & A. I. LUTZ. 1988. *Rhexoxylon brasiliensis* n. sp. (Corytospermaceae, Pteridospermales) from the Upper Triassic Caturrita Formation, Brazil, with comments on biology and environment. *Med. Rijks Geol. Dienst* 42: 21-28.
- HERBST, R. & A. I. LUTZ. 1995. *Tranquiloxylopetriellai* nov. gen. et sp. (Pteridospermales) from the Upper Triassic Laguna Colorada Formation, Santa Cruz province, Argentina. *Ameghiniana* 32: 231-236.
- HERMSEN, E. J., T. N. TAYLOR, E. L. TAYLOR & D. W. STEVENSON. 2006. Cataphylls of the Middle Triassic Cycad *Antarcticycas schopfii* and new insights into cycad evolution. *Am. J. Bot.* 93: 724-738.
- HILTON, J. & R. M. BATEMAN. 2006. Pteridosperms are the backbone of seed-plant phylogeny. *J. Torrey Bot. Soc.* 133: 119-168.
- JACQUES, F. M. B. & D. DE FRANCESCHI. 2007. Menispermaceae wood anatomy and cambial variants. *IAWA J.* 28: 139-172.
- JAIN, K. P. 1962. *Fascivarioxylon mehtae* gen. et sp. nov., a new petrified cycadean wood from the Rajmahal Hills, Bihar, India. *The Palaeobot.* 11: 138-143.
- KENRICK, P. & P. R. CRANE. 1997. *The origin and early diversification of land plants*. Smithsonian Institution Press, Washington D.C.
- KO, J. H., J. YANG, S. OH, S. PARK & K. H. HAN. 2004. Genomics of wood formation. En: KUMAR, S. & M. FLADUNG (eds.) *Molecular genetics and breeding of forest trees*, pp. 113-140. Haworth's Food Products Press, New York.
- KOLLMAN, J. 1885. Das Ueberwintern von europäischen Frosch- und Tritonlarven und die Umwandlung des mexikanischen Axolotl. *Verhandlungen der Naturforschenden Gesellschaft in Basel* 7: 387-398.

- KURCZYRISKA, E. U. & Z. HEJNOWICZ. 1991. Differentiation of circular vessels in isolated segments of *Fraxinus excelsior*. *Physiol. Plant.* 83: 275-280.
- LARSON, P. 1994. *The Vascular Cambium. Development and Structure*. Springer Series in Wood Science, Berlin.
- LEMOIGNE, Y. 1966. Les Tissus vasculaires et leur histogenese chez les Lepidophytales arborescentes du Paléozoïque. *Ann. Sci. Natur. Biol.* 7: 445-474.
- LEV-YADUN S. & R. ALONI. 1990. Vascular differentiation in branch junctions of trees: circular patterns and functional significance. *Trees* 4: 49-54.
- LINNAEUS, C. 1753. *Species plantarum, exhibentes plantas rite cognitatas, ad genera relatas, cum differentiis specificis, nominibus trivialibus, synonymis selectis, locis natalibus, secundum systema sexuale digestas*. Holmiae, Impensis Laurentii Salvii. L. Salvius, Stockholm.
- METCALFE, C. R. & L. CHALK. 1950. *Anatomy of the dicotyledons. I & II*. 1st edition. Clarendon Press, Oxford.
- METCALFE, C. R. & L. CHALK. 1983. *Anatomy of the dicotyledons. II. Wood structure and conclusion of the general introduction*, 2nd edition, Clarendon Press, Oxford.
- NISHIDA, H., M. NISHIDA & K. TANAKA. 1991. Petrified plants from the Cretaceous of the Kwantō mountains, central Japan. III. A polixylic Cycadean trunk, *Sanchucycas gigantea* gen. et sp. nov. *Bot. Mag. Tokyo* 104: 191-205.
- NIXON K.C., W.L. CREPET, D. W. STEVENSON & E. M. FRIIS. 1994. A reevaluation of seed plant phylogeny. *Ann. Mo. Bot. Gard.* 81: 484-533.
- OLSON, M. E. 2007. Wood ontogeny as a model for studying heterochrony, with an example of paedomorphosis in *Moringa* (Moringaceae). *Syst. Biodivers.* 5: 145-158.
- RAJPUT, K. S. 2001. Secondary growth of the stem of *Celosia argentea* L. and *Aerva sanguinolenta* (L.) Blume (Amaranthaceae). *Phyton-Horn* 41: 169-177.
- RAJPUT, K. S. 2002. Stem anatomy of Amaranthaceae: Rayless nature of xylem. *Flora-Jena* 197:224-232.
- RAJPUT, K. S. & K. S. RAO. 2003. Cambial variant and xylem structure in the stem of *Cocculus hirsutus* (Menispermaceae). *IAWA J.* 24: 411- 420.
- RAO, L. N. 1974. *Cycas beddomei* Dyer. *Plant Sci.* 79: 59-67
- RENAULT, B. 1876. Recherches sur quelques Calamodendrées et sur leurs afinités botaniques probables. *C.R. Acad. Sci. Paris* 83: 574-576.
- ROTHWELL, G. W. & S. LEV-YADUN. 2005. Evidence of polar auxin flow in 375 million-year-old fossil wood. *Am. J. Bot.* 92: 903-906.
- ROTHWELL, G. W. & K. C. NIXON. 2006. How does the inclusion of fossil data change our conclusions about the phylogenetic history of euphyllophytes? *Int. J. Plant Sci.* 167: 737-749.
- SACHS, T. 1984. Axiality and polarity in vascular plants. En: BARLOW P. W. & D. J. CARR (eds.), *Positional Controls in Plant Development* pp. 193-224. Cambridge University Press, Cambridge.
- SACHS, T. & D. COHEN. 1982. Circular vessels and the control of vascular differentiation in plants. *Differentiation* 21: 22-26.
- SAVIDGE, R. 2001. Intrinsic regulation of cambial growth. *J. Plant Growth Regul.* 20: 52-77.
- SCHMITZ, N., E. M. R. ROBERT, A. VERHEYDEN, J. GITUNDU KAIRO, H. BEECKMAN & N. KOEDAM. 2008. A Patchy Growth via Successive and Simultaneous Cambia: Key to Success of the Most Widespread Mangrove Species *Avicennia marina*? *Ann. Bot.* 101: 49-58,
- SCHWEINGRUBER, F. H. 1992. Annual growth rings and growth zones in woody plants in Southern Australia. *IAWA Bull. n.s* 13: 359-379
- SCHWEINGRUBER, F. H. 2007. *Wood structure and environment*. Springer Series in Wood Science, Berlin.
- STEIDTMANN, W. E. 1937. A preliminary report on the anatomy and affinities of *Medullosa noei* sp. nov. from the Pennsylvanian of Illinois. *Am. J. Bot.* 24: 124-125.
- STEVENSON, D. 1990. Morphology and systematics of the Cycadales. *Mem. New York Bot. Gard.* 57. 8-55
- STRASBURGER, E., F. NOLL, H. SCHENCK & A. F. W. SCHIMPER. 2004. *Tratado de botánica* 35a, ed. Omega, Barcelona.
- TAYLOR, T. N., E. L. TAYLOR & M. KRINGS. 2009. *Paleobotany. The Biology and Evolution of Fossil Plants*. Elsevier/Academic Press Inc, Burlington.
- TERRAZAS, T. 1991. Origin and activity of successive cambia in *Cycas* (Cycadales). *Am. J. Bot.* 78: 1335-1344.
- TERRAZAS, T., S. AGUILAR-RODRÍGUEZ & C. TINOCO OJANGUREN. 2011. Development of successive cambia, cambial activity, and their relationship to physiological traits in *Ipomoea arborescens* (Convolvulaceae) seedlings. *Am. J. Bot.* 98:765-774.
- VAN VEENENDAAL, W. L. H. & R. W. DEN OUTER. 1993. Development of included phloem and organisation of the phloem network in the stem of *Strychnos nilllepunctata* (Loganiaceae). *IAWA J.* 14: 253-265
- WALTON, J. 1923. On *Rhexoxylon* Bancroft, a Triassic genus of plants exhibiting a liana-type of vascular organization. *Philos. T. R. Soc. Lond., Ser. B* 212: 79-109.
- WORSDELL, W. C. 1896. The anatomy of the stem of

- Macrozamia* compared with that of other genera of Cycadaceae. *Ann. Bot.* 10: 601–620.
- WORSDELL, W. C. 1906. The structure and origin of the Cycadaceae. *Ann. Bot.* 20: 129–155.
- ZAMUNER, A.B. 1991. *Estudio de una tafoflora de la localidad tipo de la Formación Ischigualasto (Neotrías), Provincia de San Juan*. Tesis Doctoral N° 583, Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional de La Plata, 97 pp., 25 pl. *Inédito*.
- ZHANG, W., Y. WANG, K. SAIKI, N. LI & S. ZHENG. 2006. A structurally preserved cycad-like stem, *Lioxylon liaoningense* gen. et sp. nov., from the Middle Jurassic in Western Liaoning, China. *Prog. Nat. Sci.* 16 (*Special Issue*): 236–248.
- Recibido el 14 de abril de 2011, aceptado el 1 de septiembre de 2011.